BIBL. DU
MUSEUM
D'HIST.
NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

A 59

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Série A, Zoologie

TOME LIX

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1968

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Fascicule 1

J. François. Anatomie et morphologie céphalique des Protoures (*Insecta apterigata*) 1–146

Fascicule 2

J. Vacelet. Éponges de la roche du large et de l'étage bathyal de Méditerranée..... 147–219

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

P. 2604
2ème ex.

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME LIX

FASCICULE 1

JEAN FRANÇOIS

ANATOMIE ET MORPHOLOGIE CÉPHALIQUE DES PROTOURES
(Insecta Apterygota)

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1969

BIBL DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Tome LIX, Fasc. 1

ANATOMIE ET MORPHOLOGIE CÉPHALIQUE DES PROTOURES

(Insecta Apterygota)

par

Jean FRANÇOIS

ANALYSE

Étude anatomique de la tête de deux Protoures : *Eosentomon transitorium* et *Acerentomon affine*, et interprétations morphologiques des différents constituants céphaliques.

Anatomical study of the head of two Protura : *Eosentomon transitorium* and *Acerentomon affine*, and morphological interpretations of various cephalic componenta.

SOMMAIRE

INTRODUCTION..... 3

CHAPITRE I. — LA CAPSULE CÉPHALIQUE.

I. *Eosentomon transitorium*..... 7
II. *Acerentomon affine*..... 15
III. Interprétations..... 16

CHAPITRE II. — LES FORMATIONS ENDOSQUELETTIQUES CÉPHALIQUES.

I. Le fulcro-endosternum..... 23
II. La région postoccipitale et collaire..... 31
III. Interprétations..... 32

CHAPITRE III. — LE SYSTÈME NERVEUX.

A. Le système nerveux central..... 45
B. Le système stomatogastrique..... 55
C. Le système rétrocérébral..... 59
D. Le pseudoculus..... 64

CHAPITRE IV. — LES PARTIES CÉPHALIQUES DU STOMODEUM.

I. *Eosentomon transitorium*..... 67
II. *Acerentomon affine*..... 69
III. Interprétations..... 70

8 564025 6

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V. — L'HYPOPHARYNX.

I. *Eosentomon transitorium* 73
II. *Acerentomon affine* 74
III. Interprétations 75

CHAPITRE VI. — LA MANDIBULE.

I. *Eosentomon transitorium* 81
II. *Acerentomon affine* 86
III. Interprétations 86

CHAPITRE VII. — LA MAXILLE.

I. *Eosentomon transitorium* 91
II. *Acerentomon affine* 99
III. Interprétations 101

CHAPITRE VIII. — LE LABIUM.

I. *Eosentomon transitorium* 107
II. *Acerentomon affine* 110
III. Interprétations 114

CHAPITRE IX. — LES PARTIES CÉPHALIQUES DU SYSTÈME TRACHÉEN ET AORTIQUE .. 117
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS 119
ABSTRACT AND CONCLUSIONS 121
TABLEAUX 123
ABRÉVIATIONS 127
BIBLIOGRAPHIE 131
TABLE DES MATIÈRES 139
PLANCHES 145

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Nous nous proposons de fournir dans ce travail des données anatomiques aussi précises que poasible sur la tête des Protourea, afin de comprendre leur morphologie céphalique. Ce travail pourra sans doute apparaître inutile à certains, mais nous espérona que d'autres y trouveront matière à réflexion.

Ces Insectes singuliers furent, rappelona-le, découverts au début de ce siècle, en 1907, par le coléoptériste italien DODERO. Il les soumit à l'examen de son compatriote SILVESTRI. Ce dernier décrivit alors *Acerentomon doderoi,* type d'un nouvel ordre d'Insectes qu'il appela Protura. Or, deux ans après leur découverte paraissait une œuvre magistrale, la monumentale « Monografia dei Myrientomata » de BERLESE. Cet ouvrage, remarquable pour l'époque, fut, et reste encore pour les zoologistes la « Somme » des données anatomiques et morphologiques concernant l'ordre des Protoures. A bien dea chercheurs il a semblé inutile et superflu d'entreprendre de nouveaux travaux d'anatomie aur les Protoures : il leur suffisait d'ouvrir le « BERLESE ».

A la auite de TUXEN (1964), on notera que l'importance de la « Monografia dei Myrientomata » a dû plus décourager qu'inspirer les futurs chercheura. A bien des entomologistes, il paraissait inutile de refaire l'œuvre de BERLESE; il suffisait de la compléter avec les travaux de PRELL, parua quelques années plus tard, ces travaux semblant combler les lacunea de l'ouvrage de BERLESE. Il en résulta ceci : aucun travail important ne se fit sur l'anatomie des Protoures pendant plus de quarante ans! Il est juate d'ajouter à cea noms ceux de deux zoologistes russes, SCHEPOTIEFF (1909, 1910) et RIMSKY-KORSAKOW (1911*a* et *b*). Les études du premier constituent une véritable supercherie actientifique, truffée de descriptions anatomiquea assez fantaisistes. Les erreurs furent vivement relevées par RIMSKY-KORSAKOW, mais ses descriptions aur ce groupe d'Insecte sont malheureusement très sommaires. En aomme, aucun progrès notable ne semblait devoir être réalisé concernant l'anatomie depuis PRELL. Il a fallu attendre la dernière décennie pour voir apparaître de nouvelles données originales, dues à TUXEN et à FRANÇOIS.

Lorsque noua avons voulu utiliaer les donnéea anatomiquea de ces auteurs, pour essayer de comprendre et d'interpréter l'architecture céphalique des Protoures, très vite des difficultés sont apparues, dues aux imprécisions et aux lacunes des descriptions. L'anatomie exacte des Protoures n'est pas encore parfaitement connue, même en comparant les divers travaux, en les recoupant. Bien des détails cités par BERLESE demandent à être vérifiés et complétés. PRELL a étudié seulement le squelette chitineux des Eosentomoidae. TUXEN et FRANÇOIS se sont limités à une description du ayatème squeletto-musculaire des Acerentomidae. Ajoutona que l'ordre des Protoures a prêté matière à de nombreuses spéculations morpbologiques, le plus souvent de la part d'auteurs qui ne les connaissaient guère, aur la base de descriptions anatomiques n'offrant pas toujours la précision nécessaire pour ce genre de travail.

Cela explique le premier but que nous noua aommes fixé : donner une description anatomique aussi précise que possible de la tête de ces Inaectes.

Une fois ce but atteint, il reste à comprendre et à interpéter cette anatomie céphalique, à faire œuvre de morphologiste. Il s'agit de retrouver les rapports entre lea différents organes, et au-delà, entre les différents groupes d'Insectes, en s'appuyant sur l'anatomie comparée, en utiliaant les données provenant de l'anatomie comparée, de l'histologie et de l'embryologie.

A ce stade, le lecteur pourra ae demander : pourquoi avoir choisi l'étude des Protoures, plutôt qu'un autre ordre d'Insecte? Un tel choix s'est imposé pour deux raisons importantes : il était intéressant, d'une part, de s'adresser pour une étude morphologique à un groupe clasé parmi les Insectes inférieurs, ou plutôt réputés tels; d'autre part, l'imprécision de nos connaissances aur les Protoures obligeait les chercheurs à ajourner toute étude d'anatomie comparée aérieuse. Toutea les comparaiaons entre les différents ordres d'Aptérygotes du fait de cette imprécision étaient grevéea d'incertitudes.

Source : MNHN, Paris

A la suite de ce travail, il serait prétentieux d'affirmer une bonne connaissance des structures céphaliques des Insectes aptérygotes entotrophes. Il reste encore des points obscurs chez les Collemboles, et l'anatomie céphalique des Diploures est mal connue. Notre but est donc d'enlever un des obstacles retardant les travaux d'anatomie comparée, et de permettre ultérieurement une meilleure compréhension des structures céphaliques des Hexapodes.

Enfin, ce que nous savons de ces Insectes singuliers que sont les Protoures laisse entrevoir un ordre d'Insecte possédant des structures céphaliques très modifiées; leur étude peut donner, nous tenterons de le faire, la possibilité d'obtenir quelques renseignements d'ordre phylogénétique sur ces Insectes.

MATÉRIEL - TECHNIQUES - TERMINOLOGIE

1. Matériel.

Notre choix s'est porté sur deux espèces, appartenant respectivement aux deux grandes divisions de l'ordre : d'une part *Acerentomon affine* Bagn., d'autre part *Eosentomon transitorium* Berl.. Tuxen (1963*b*) et Imadate (1966) estiment que le genre *Eosentomon* Berl. semble être le type le plus primitif de l'ordre, et le genre *Acerentomon* Silv. un des plus évolués. D'un autre côté, le genre *Acerentomon* Silv. a été interprété comme le prototype des Protoures, et mis à part les travaux de Prell, Schepotieff et Rimsky-Korsakow, tous les autres auteurs ont porté leurs efforts sur *Acerentomon* Silv. Ces remarques nous ont entraîné à étudier les deux espèces indiquées précédemment.

Ces deux Protoures semblent communs en Côte-d'Or, et proviennent des environs de Dijon. *Acerentomon affine* a été trouvé dans la litière végétale d'une hêtraie du Mont-Afrique, au lieudit « La Fontaine Biaude ». *Eosentomon transitorium* provient de la litière d'un massif de Pins sylvestres, situé dans la forêt du Crucifix, près du village de La Cude.

2. Techniques.

Les Protoures ont été extraits du sol à l'aide de l'appareil de Berlese-Tüllgren. Leur identification a été faite à partir des travaux de Condé (1945*b*) et de Tuxen (1960*c*, 1961*d*, 1964). Les échantillons étudiés sont des imagos ♂ et ♀ ; cela est vérifié en notant le nombre de segments abdominaux, le développement de l'appareil copulateur et l'état de maturation du tractus génital.

Dans un premier temps, le squelette chitineux a été étudié, après éclaircissement et coloration. Les solutions éclaircissantes employées sont le liquide de Faure-Berlese, l'attaque par une solution de potasse à 10 % à chaud (70 °C), la digestion par une solution de pepsine en milieu acidulé à 40° (Barlet, 1962). L'extension des pièces buccales est obtenue, selon Berlese, par action de l'acide acétique chaud. L'acide lactique pur porté à ébullition pendant quelques minutes se comporte également comme un bon milieu éclaircissant (Tuxen, 1959*d*).

La coloration du squelette chitineux ainsi obtenu est faite avec le carmin boracique, colorant utilisé déjà par Rimsky-Korsakow (1911), le brun Bismarck à 1 % en solution aqueuse (Barlet, 1951), le noir chlorazol à 1 % dissous dans l'alcool à 75° (Goto, 1964), et avec une solution de nitrate d'argent à 20 % à 45 °C. Cette dernière solution colorante, utilisée par Prell (1913), donne des colorations très intenses et surtout très précises. Contrairement aux affirmations de cet auteur, ces imprégnations argentiques donnent des colorations très durables. Il n'est pas nécessaire de virer par le chlorure d'or.

Le montage se fait soit dans le baume du Canada, soit dans le Rhodaviol (Bachelier, 1963), soit encore dans le liquide de Faure-Berlese, milieu présentant l'avantage de rester fluide et permettant d'examiner l'échantillon sous tous les angles.

Il nous a été possible de disséquer les pièces buccales, préalablement colorées, à l'aide d'un micromanipulateur. L'étude de l'armature chitineuse des pièces gnathales a été faite de cette façon, en particulier pour le genre *Acerentomon*, qui est de grande taille.

La méthode employée par Tuxen (1952 et 1959*a*) pour l'étude des structures internes, consistant en une attaque ménagée par l'acide lactique, n'a pas retenu notre attention. Elle ne permet pas de préciser les insertions musculaires et donne des préparations difficiles à lire en raison de l'enchevêtrement des muscles. La méthode par excellence pour étudier des animaux de taille aussi réduite consiste à réaliser des coupes sériées, et à reconstituer les organes d'après ces coupes, méthode qui a été celle de Berlese.

Nous avons utilisé comme fixateurs d'une part le Helly, le Petrunkewitsch et le sublimé nitrique pour le système squelettomusculaire et glandulaire, d'autre part le Dubosq-Brasil et le fixateur d'Hoffmann (1908), contenant 15 % d'acide acétique pour le système nerveux. Afin d'obtenir des coupes les plus fines possibles, dans un matériel hétérogène tel que la tête d'un Insecte, l'inclusion mixte celloïdine-paraffine a été utilisée, précédée de bains de benzoate de méthyle donnant un certain ramollissement de la cuticule. L'inclusion définitive a été faite dans le mélange d'Altmann (paraffine à 60 °C additionnée de cire et de stéarine). Les animaux ont été orientés dans les blocs de paraffine afin d'obtenir des coupes dans trois directions perpendiculaires : transverses, sagittales et horizontales. L'épaisseur des coupes a varié entre 3 et 5 μ.

De bons résultats ont été obtenus avec les colorations suivantes : trichromique de Prenant, avec remplacement de l'éosine par l'érythrosine à 2 %, et trichromique de Goldner. Il est possible de remplacer la coloration nucléaire d'hématoxyline ferrique par la trioxyhématéine. Quelques séries ont été colorées à l'azan.

Les coupes ont été dessinées à des grossissements variant de 1 500 à 2 000 fois. Il est nécessaire d'étudier plusieurs séries, afin de noter les variations individuelles, et tous les détails recherchés n'apparaissant pas nécessairement sur la même série. Les recons-

Source : MNHN, Paris

titutions ont été faites par projection aur plusieura plans, en particulier pour des organes de forme complexe, tels que l'endosquelette. Étant donné la position semi-prognathe de la tête, et son allongement dans le sens longitudinal, les séries de coupes transverses ont surtout été utilisées, sériea complétées et vérifiées par l'étude d'autres séries de coupes différemment orientées.

En raison de la très faible taille des structurea étudiées, la espsule céphalique a été examinée à l'aide du microscope électronique à balayage « Stereoacan ». Après une fixation dans une solution alcoolique à 10 % qui permet d'obtenir des échantillons en extension, les Protoures ont été déshydratés dans l'alcool absolu, après passage dans des solutions de concentration progressive. Après durcissement de la chitine dans le toluène et l'acétone, et évaporation des liquides durcissants, les échantillons ont été métallisés à l'or.

On dira un mot aur le plan utilisé dans le présent travail. Le lecteur s'attendra peut-être à trouver un exposé divisé en trois parties : deux chapitres consacréa aux descriptions successives des capsules céphaliques d'*Eosentomon* et d'*Acerentomon*, suivis d'un troisième chapitre consacré à l'interprétation. Pour éviter le renvoi continuel de la dernière partie aux descriptions anatomiques, il nous a paru commode, pour la compréhension du texte et la facilité de lecture, de grouper les deseriptions, organe par organe, et de rassembler dans un même chapitre l'exposé des faits suivi de leur interprétation. Cela nous a été rendu possible par le fait que, comme on le verra, les différences entre les deux genres ne sont pas trep importantes.

3. Terminologie.

La même terminologie a été utilisée pour les deux genrea étudiés. Pour la museulature, nons indiquerons les précisions auivantes : les termes ont été choisis, d'une part, de façon à suivre la terminologie de Snodgrass (1935), d'autre part, de manière à indiquer les positions relatives des muscles les uns par rapport aux autres dans le cas de faisceaux multiples. Nous appellerons distale la région céphalique labrale, et proximale la région dirigée vers le collum. Lorsqu'il n'a pas été possible d'ntiliser la terminologie de Snodgrass, ou loraqu'il est apparu que la fonction n'était pas évidente, les termes ont été choisis de façon à indiquer les points de fixation des muscles, leur origine (origo) et leur insertion (insertio). Nous avons done rejeté la méthode de numérotation des muselea.

Nous avons auivi dans notre travail les eonclusions d'Applegarth (1952), Rilling (1960) et Wolter (1963) pour définir et différencier les origines et les insertions museulaires; les cas présentant des difficultés seront discntés.

Avant d'exposer les résultats de nos recherches, nous aurons le plaisir d'exprimer nos remerciements à ceux qui nous ont apporté leur aide et leur appui, sans lesquels ce travail aurait été rendu impossible. Notre reconnaissance s'adresse :

— avant tout à M. le Professeur Denis, à qui nous devons l'essentiel de nos connaissances zoologiques, et qui a bien voulu favoriser notre admission dans le cadre des chercheurs du C.N.R.S. Nous lui savons gré de tous les conseils qu'il ne nous a pas ménagés et de nous avoir fait profiter de sa vaste érudition dans ce domaine quelque peu délaissé aujourd'hui de la morphologie des Arthropodes;

— à M. le Professeur Vachon du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, qui a accepté d'offrir son parrainage au C.N.R.S., et nous a toujours prodigué ses encouragements et ses conseils précieux;

— à M. le Professeur Noirot, qui a bien voulu s'intéresser à notre travail et a toujours apporté son soutien à nos recherches;

— à M. le Professeur Condé, de la Faculté des Sciences de Nancy, qui nous a initié à la difficile systématique des Protoures, et a guidé nos premiers pas.

Nous tenons enfin à remercier les personnes du laboratoire qui nous ont apporté leur aide, de près ou de loin, et se sont intéressées à la réalisation de ce travail.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

LA CAPSULE CÉPHALIQUE

Après avoir décrit l'épicranium, les sutures qui le parcourent et les aires définies, nous étudierons plus particulièrement la région clypéo-labrale, les plis oraux, et la structure singulière connue sous le nom de « linea ventralis ».

I. EOSENTOMON TRANSITORIUM BERL.

Nous rappellerons que BERLESE (1909*a*) a étudié *E. transitorium* Berl., PRELL (1913*b*) *Eosentomon germanicum* Prell, RIMSKY-KORSAKOW (1911*a* et *b*) *E. transitorium* Berl. (sub nomine *E. silvestrii* Rim.-Kors.), et TUXEN (1964) *E. swani* Wom. ainsi que *E. mexicanum* Silv. L'étude la plus complète est celle de PRELL. Tous ces travaux concernent seulement le squelette chitineux, à l'exception de ceux des auteurs russes dont nous avons dit précédemment ce qu'il fallait en penser. Nous ne savons rien sur la musculature, le système glandulaire et le système nerveux céphalique des *Eosentomon*.

1. Epicranium (fig. 1, 3, 5, F).

La tête des Protoures est semi-prognathe, « oblique » selon CRAMPTON (1928). L'axe de la capsule céphalique est incliné vers l'avant et le bas d'environ 30° (fig. 3). La tête est allongée, pyriforme, nettement séparée du thorax par un collum membraneux [Co]. Ses dimensions atteignent 125-145 μ de longueur sur environ 85-95 μ de largeur. Sa section présente la forme d'une ellipse aplatie dorso-ventralement. Nous repèrerons deux sutures, auxquelles nous accorderons une valeur morphologique importante (fig. 1, 3) :

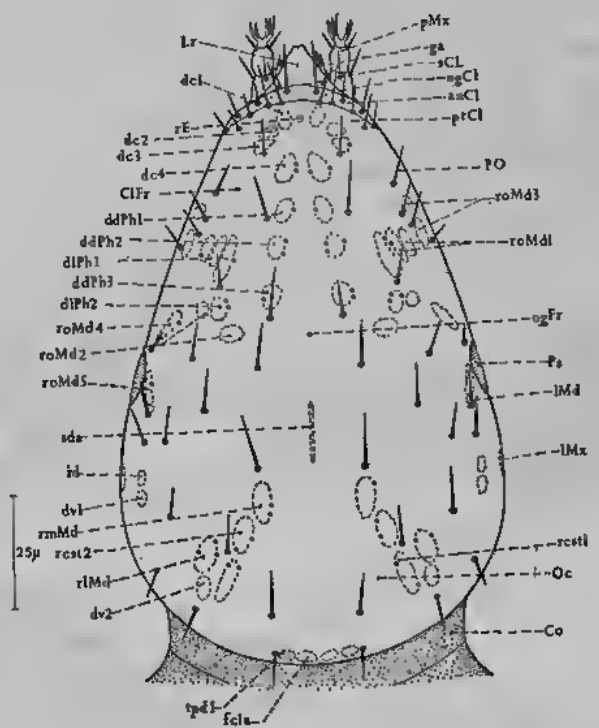

FIG. 1. — *Eosentomon* : capsule céphalique, vue dorsale

Source : MNHN, Paris

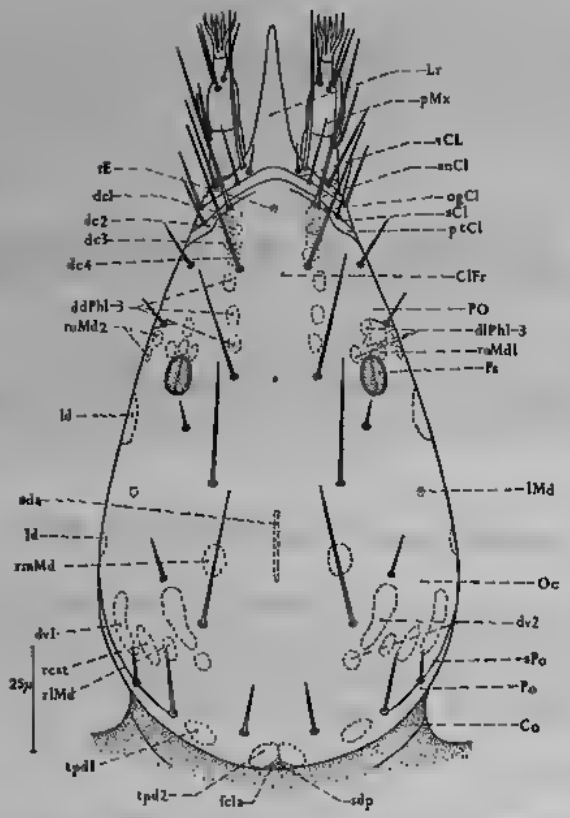

FIG. 2. — *Acerentomon* : capsule céphalique, vue dorsale

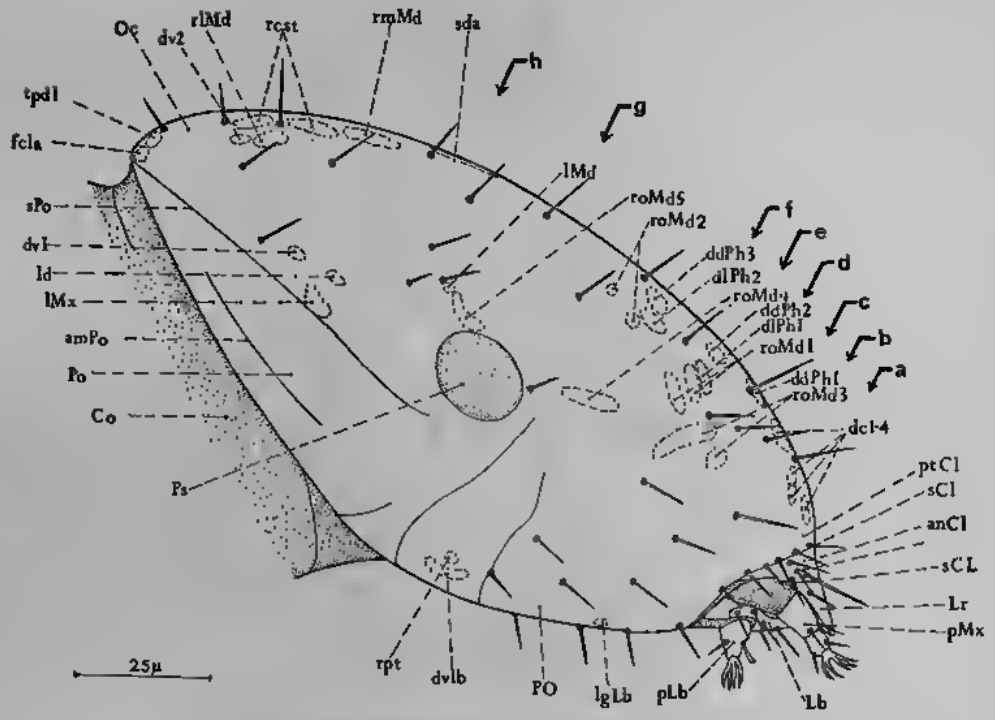

FIG. 3. — *Eosentomon* : capsule céphalique, vue latérale

Source : MNHN, Paris

La suture clypéo-labrale [sCL] (fig. 1), est une ligne transverse, en forme de V très ouvert vers l'avant. On remarquera qu'elle ne correspond pas à une zone d'articulation entre labre et clypéus.

La suture postoccipitale [sPo] (fig. 3) correspond à une suture bien visible, naissant sous le pseudoculus. D'abord parallèle à la marge latérale du foramen occipital, elle rejoint en arrière la marge postérieure épicrâniale, avec laquelle elle finit par se confondre dans le plan sagittal. Elle correspond à un phragme interne, dont nous reparlerons ultérieurement.

Ces deux sutures permettent de délimiter des aires. Distalement, formant une sorte de bec arrondi nous trouvons le labre [Lr] (fig. 3). Chez *Eosentomon* il est court, triangulaire. Sa face ventrale, ou face postérieure, est en continuité avec la face ventrale de la région suivante. Elle forme l'épipharynx [E] (fig. 5). En arrière du labre se trouve le clypéo-frons [ClFr] (fig. 1), correspondant à la portion dorsale de l'épicranium de PRELL et SILVESTRI. On verra que pour nous, il n'existe pas de séparation entre frons et clypéus, ou suture épistomienne. La ligne ecdysiale en Y ne se retrouve pas non plus chez les Protoures.

Latéralement la paroi céphalique est formée par les plis oraux [PO], appelés improprement genae par BERLESE et subgenae par CRAMPTON (1928). Ceux-ci s'infléchissent vers le bas, et arrivent ventralement au contact l'un de l'autre, laissant entre eux un étroit sillon : la linea ventralis [LV, fig. 5, F], dont nous reparlerons.

Sur la face latérale de l'épicranium se placent deux formations elliptiques, les pseudoculi [Ps] (fig. 3). On notera également l'orifice impair de la glande épidermique frontale [ogFr] (fig. 1), dont les cellules sécrétrices se situent dans la région postoccipitale, sous les lobes protocéphaliques. Le canal évecteur, longeant la face supérieure du cerveau, finit par déboucher entre les pseudoculi.

Le frons en arrière est en continuité avec l'occiput [Oc] (fig. 1), appelé vertex par PRELL. Il est séparé par la suture postoccipitale d'un postocciput [Po] (fig. 3). Cette aire céphalique se présente chez *Eosentomon* sous forme d'une aire triangulaire, se confondant en avant avec le domaine des plis oraux. Le postocciput possède médialement, à mi-distance entre la suture postoccipitale et la marge latérale du foramen occipital, parallèle à cette dernière, un renforcement longitudinal. Il apparaît en coupe comme un épaississement de la chitine, que nous appellerons apodème médian postoccipital [am Po], (fig. 3), pour le différencier de l'apodème postoccipital.

La membrane collaire s'insère sur toute la longueur de la marge postoccipitale, l'insertion définissant les marges du foramen occipital. PRELL avait décrit chez *E. germanicum* deux paires de sclérites collaires latéro-ventraux, en arrière du foramen occipital, les gnathopleures. Après avoir étudié cette région, il est possible d'affirmer : les gnathopleures n'existent pas en tant que sclérites distincts. Le postocciput latéral des *Eosentomon* est faiblement sclérifié. Il a tendance, sur les préparations *in toto* du squelette chitineux, à se plisser, et à simuler des sclérites collaires. La suture postoccipitale correspond au bord supérieur des gnathopleures de PRELL, et la bandelette que cet auteur a décrite comme divisant obliquement le prolongement dorsal de sa gnathopleure n'est autre que l'apodème médian postoccipital. On indiquera ultérieurement que le ligament maxillaire prend son origine au voisinage de la suture postoccipitale, et non sur le bord du foramen occipital comme le voulait PRELL. Le terme gnathopleure est à proscrire du vocabulaire anatomique des Protoures et ne sera plus employé dans notre travail. L'apodème médian postoccipital, sans valeur morphologique, n'a qu'une signification mécanique. Il est possible qu'il évite le plissement du postocciput faiblement sclérifié des *Eosentomon* sous l'effet des tractions des muscles longitudinaux thoraciques et dorso-ventraux céphaliques.

L'ensemble formé par le labre, le clypéo-frons, les plis oraux, les régions occipitales et postoccipitales constitue une seule pièce rigide, dont aucune partie n'est mobile par rapport aux autres. Cette particularité avait été soulignée par PRELL. En particulier, le labre est soudé au clypéus, et aucune membrane articulaire n'apparaît sur la capsule céphalique. Il existe donc chez *Eosentomon* une incorporation du clypéus et du labre à la capsule céphalique. L'incorporation du labre, pièce libre par définition, est très rare chez les Insectes. On ne peut citer que les Mallophages, où le labre se soude au clypéus (BUCKUP, 1959).

Aucun auteur n'a remarqué chez les *Eosentomon* de condyle ou de glène articulaires sur l'épicranium. Les invaginations prétentoriales et métatentoriales n'existent pas. Ce fait est à retenir pour l'interprétation de l'appareil endosquelettique de soutien.

Sur la face ventrale des plis oraux, en arrière de la linea ventralis, on remarquera deux lignes transverses sinueuses, courtes, perpendiculaires au bord ventral du foramen occipital. Elles sont très peu visibles chez les *Eosentomon*. On les retrouvera chez les *Acerentomon*, beaucoup plus nettes et plus nombreuses. Avec PRELL, HANDLIRSCH (1928) et TUXEN (1963*b*) on ne leur accordera pas la valeur morphologique que BERLESE avait voulu leur donner, en les considérant comme des limites théoriques métamériques ce qui aurait fait de la capsule céphalique des Protoures une formation unique, ayant conservé, seule parmi tous les Hexapodes, les limites des métamères entrant dans la composition de la tête. Chez les Protoures, il n'existe pas de concordance entre les origines des muscles d'un métamère donné, et les limites que BERLESE avait assignées à ce même métamère. TUXEN (1963*c*) écrit que ces lignes ne sont pas des lignes segmentaires parce que, dit-il, leur tracé passe par les embases des poils. Cet argument nous semble avoir peu de valeur, car la suture postoccipitale d'*Acerentomon* (fig. 2 et 4), qui est une limite métamérique indiscutable, passe par les embases des chètes postoccipitaux.

Nous considérons les sutures transverses ventrales, de même que les spinules couvrant la tête du genre *Sinentomon* décrit par YIN (1965), comme des structures secondaires, des accidents de la sclérification dont la signification nous échappe.

En avant de la linea ventralis, délimité dorsalement par l'épipharynx, latéralement par les parois clypéales, et ventralement par l'apex de la linea ventralis, s'ouvre le foramen oral [For] (fig. 5 et 7), ou fenêtre orale de PRELL, incliné vers le bas et l'arrière. Par ce foramen sortent l'extrémité distale des mandibules, les lobes et le palpe maxillaire (fig. 3). Ventralement, le foramen est fermé par le labium (fig. 5) [Lb]. En arrière du postocciput, nous trouvons le grand foramen occipital [Foc] (fig. 5) ou foramen magnum, très incliné vers le bas et l'avant.

2. **Région clypéo-labrale** (fig. 1, 3, 7, 9).

L'étude détaillée de cette région épicrâniale apicale, diversement interprétée, est nécessaire. La région clypéo-labrale a sa face dorsale formée par l'ensemble : labre et clypéo-frons, et sa face orale par l'épipharynx.

A l'apex de la tête se trouve un sclérite triangulaire, échancré à son extrémité, dépourvu de toute mobilité, que nous considérerons comme le labre [Lr] (fig. 1, 3). Il est généralement très court chez les *Eosentomon*, à l'exception d'*E. rostratum* Ew., où il rappelle un labre d'*Acerentulus*. Ce labre ne possède pas de faisceau musculaire s'insérant sur sa face dorsale.

Source : MNHN, Paris

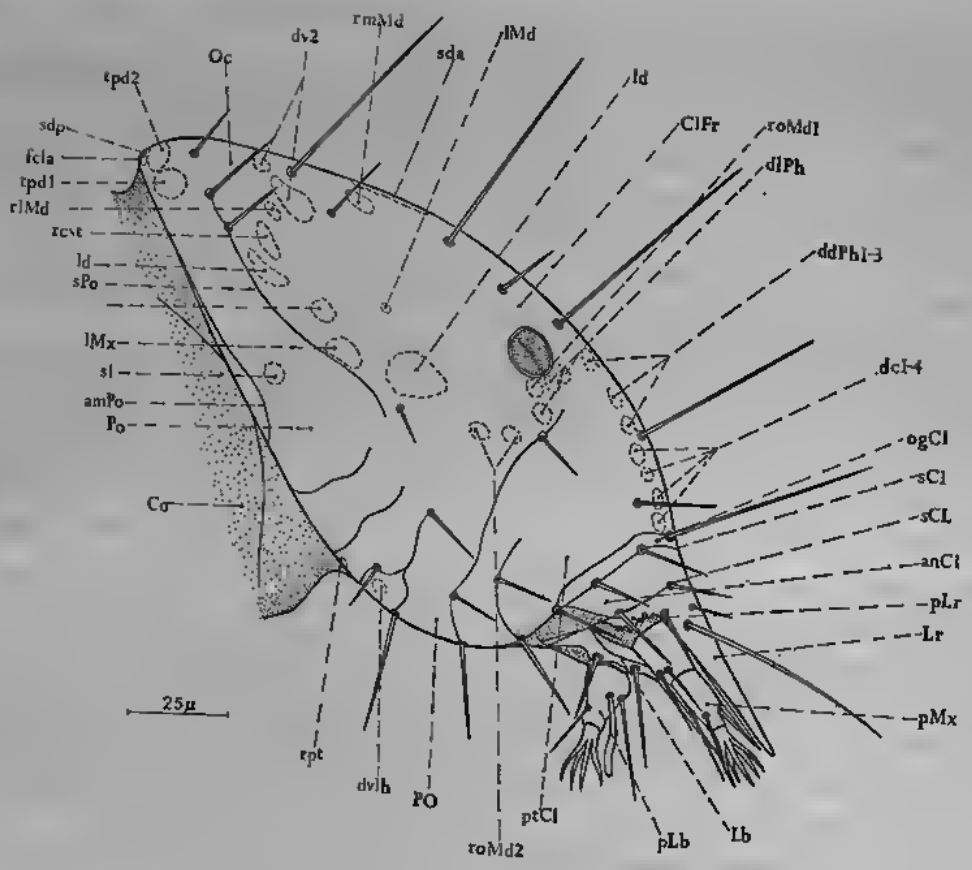

FIG. 4. — *Acerentomon* : capsule céphalique, vue latérale

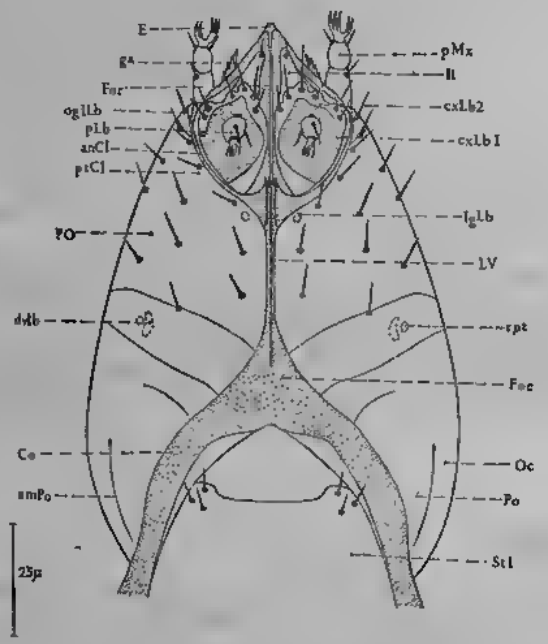

FIG. 5. — *Eosentomon* : capsule céphalique, vue ventrale

Source : MNHN, Paris

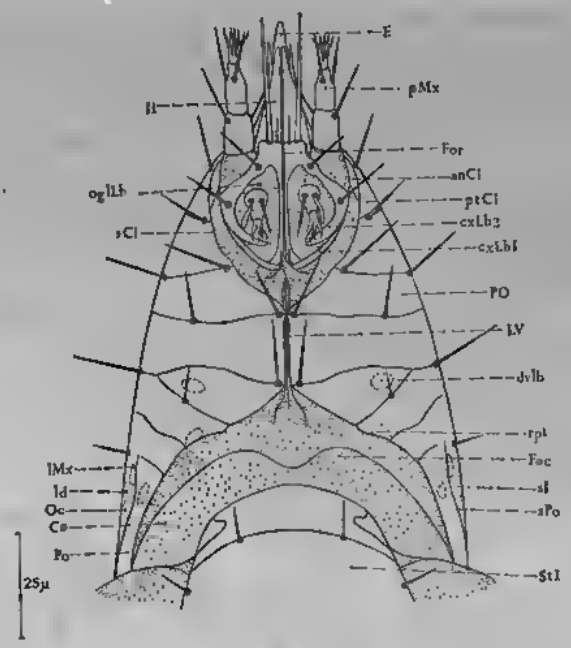

FIG. 6. — *Acerentomon* : capsule céphalique, vue ventrale

En arrière, séparé par une suture clypéo-labrale [sCL] (fig. 1,3), se place le clypéus, ou plus exactement ce que nous interprèterons comme représentant un clypéo-frons [ClFr] (fig. 1, 3, 9-*b*, *c*). Chez les Protoures, le clypéo-frons ne forme pas un sclérite plat. En coupe transverse (fig. 9 *b*, *c*) il affecte la forme d'un croissant dont les extrémités entrent progressivement en contact l'une avec l'autre, à mesure qu'on se dirige vers la région occipitale. La marge latéro-ventrale de ce clypéo-frons est membraneuse (fig. 3, 5) et cette marge non sclérifiée, lorsqu'elle s'unira ventralement avec sa symétrique passera au service de la linea ventralis (fig. 9 *d*, et 10 *a-e*). Cette région contient donc déjà ce qu'on appellera le pli oral (p. 14 et s.). Le clypéo-frons possède une paire d'orifices excréteurs latéraux de glandes épidermiques logées dans les plis oraux antérieurs. Ces orifices ont été observés par COPELAND (1964) chez divers *Eosentomon* [ogCl] (fig. 1 et 3).

Une seconde suture transverse, parallèle à la suture clypéo-labrale et plus proximale, traverse le clypéo-frons. Elle est parallèle à la marge clypéale du foramen oral. Elle sépare le clypéus en une portion proximale sclérifiée, et une portion distale laminaire, membraneuse dans sa région ventrale.

On verra ultérieurement (p. 21) qu'il ne s'agit pas de la suture clypéo-frontale, comme on serait tenté de le croire. Tout au plus peut-on admettre qu'elle pourrait séperer un antéclypéus [anCl] (fig. 3, F) distal, en partie membraneux dans sa portion ventrale, d'un postclypéus [ptCl] (fig. 3) sclérifié. On nommera cette suture : clypéale [sCl] (fig. 1, 3, F).

La face ventrale, ou face orale et postérieure du clypéo-frons et du labre constitue l'épipharynx [E] (fig. 5, 7) allant de l'extrémité apicale du rostre labral à l'orifice buccal. Cette surface forme le plafond de la cavité striale. Ce que nous appelons épipharynx correspond au « palatum » de COOK (1944), auteur que nous ne suivrons pas dans son emploi restreint du terme épipharynx. Si, sous le labre l'épipharynx est, *grosso modo*, horizontal, sous le clypéus sa surface devient fortement concave, par suite de l'extension ventrale des plis oraux.

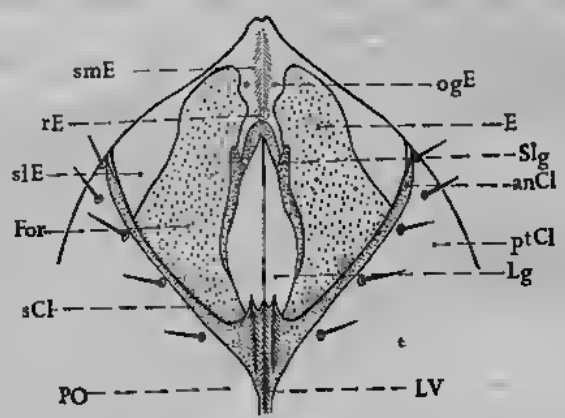

FIG. 7. — *Eosentomon* : épipharynx

Source : MNHN, Paris

La surface épipharyngienne membraneuse est renforcée par deux selérites. Le premier, ou sclérite latéral épipharyngien [slE] (fig. 7) est marginal. Il s'amenuise distalement, pour s'unir avec le second sclérite, ou sclérite médian épipharyngien [smE] (fig. 7). Ce dernier est sagittal, et affecte la forme d'un Y. Le pied de l'Y occupe l'extrémité distale de la surface épipharyngienne. Il correspond à l'apodème sagittal labral de PRELL. Proximalement, entre les branches de l'Y se creuse une gouttière dorsale pourvue de deux sillons longitudinaux parallèles. Le fond de chaque sillon est renforcé par les branches proximales de l'Y, devenues parallèles. Ces formations ont été décrites par PRELL sous le nom d'apodème clypéo-labral longitudinal. Latéralement, sur les sclérites latéraux débouchent les orifices du canal évecteur d'une glande épidermique unicellulaire épipharyngienne [og E] (fig. 7).

Nous ajouterons que la suture clypéo-labrale ne se continue pas sur la surface épipharyngienne.

Chez *Eosentomon*, un seul muscle impair s'insère sur l'épipharynx. Son insertion ventrale se place en arrière des orifices des glandes épidermiques, au niveau de l'insertion des branches de Y. Dorsalement, son origine se place entre la première paire de dilatateurs cibariaux [dc1] [fig. 32, 1). Son trajet est donc fort oblique vers l'arrière. On le considèrera comme un rétracteur clypéo-épipharyngien [rE] (fig. 32).

Sur la région clypéale dorsale quatre paires de dilatateurs cibariaux [dc1-4] (fig. 32) prennent leurs origines. Leur insertion se fait sur les branches de l'Y du sclérite médian épipharyngien.

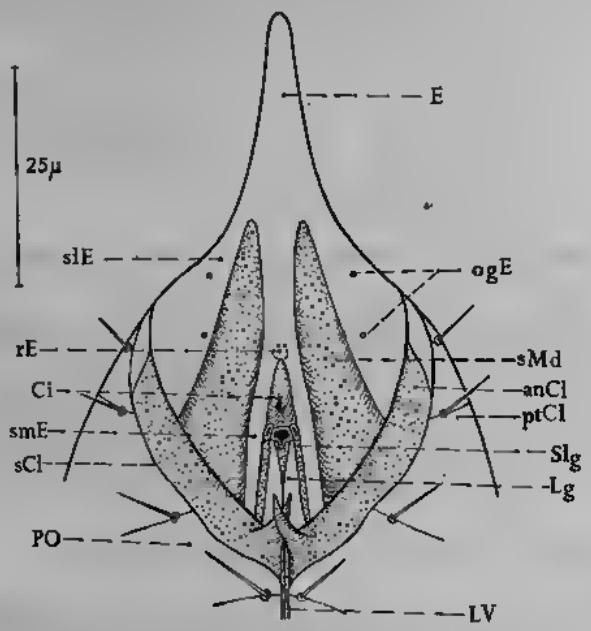

FIG. 8. — *Acerentomon* : épipharynx, l'hypopharynx a été sectionné distalement

3. Plis oraux (fig. 3, 6 et 9).

Les Protoures possèdent des pièces buccales qui semblent invaginées à l'intérieur de la tête. Seules apparaissent de l'extérieur l'extrémité de la mandibule, du palpe et des lobes maxillaires (fig. 3,4, F). Ce sont des insectes entotrophes, appelés encore cryptognathes ou proturoïdes par CRAMPTON (1916, 1928). *Eosentomon* appartient donc au groupe des Entotrophi de GRASSI (1889, p. 329). Par contre, on verra que le labium n'est qu'en partie inclus à l'épicranium.

La paroi externe apparente de la capsule céphalique, qui dissimule les pièces buccales, est formée par les plis oraux (plicae orales), appelés genae par BERLESE. Ces plis enveloppent la plus grande partie des pièces gnathales mandibulaires et maxillaires. Pour comprendre la réalisation de l'entotrophie chez *Eosentomon*, il est nécessaire de préciser les dispositifs anatomiques réalisés. On se reportera à la figure 9 *a-h* montrant comment sont disposées les pièces gnathales et les esvités chez les Protoures.

A partir du niveau de la suture clypéo-labrale chez *Eosentomon*, la cavité du clypéo-frons communique avec celle des plis oraux (fig. 9 *b*). Ces plis s'étendent progressivement vers le bas et l'arrière (fig. 9 *b, c, d*). Ils débordent successivement l'apex des mandibules, le palpe maxillaire (fig. 9*b*) et la labium (fig. 9c), jusqu'à venir se toucher au voisinage du plan sagittal (fig. 9*d*), ne laissant entre eux qu'une étroite bande longitudinale : la lines ventralis (fig. 9*d* : LV et fig. 10).

Ces plis ont une paroi externe continue avec celle dn clypéo-frons (fig. 3, 4 et 9c), et plus en arrière, avec celle du domaine gnathal (fig. 9*d, e*). La cavité des plis oraux, en communication avec la cavité générale, est le mixocoele.

Leur paroi interne sépare le mixocoele du milieu extérieur : la esvité atriale [A] (fig. 9*d*) est en somme un diverticule dn cibarium dirigé vers l'arrière et fermé ventralement par le labium uni aux plis oraux. L'atrium a été appelé prästoma par BRUCKMOSER (1965) chez les Collemboles. Ainsi la mandibule, la maxille et le labium sont recouverts, et les gnathes avec l'hypopharynx sont logés dans la esvité atriale (fig. 9*d*). Vers l'arrière ladite esvité se décompose en deux loges séparées : les poches gnathales mandibulaires [pgMd] (fig. 9*e-f*) et maxillaires [pgMx] (fig. 9*e-f*). Ces deux poches se terminent en cul-de-sac, très en arrière dans la tête (fig. 9*h*). A ce

Source · MNHN, Paris

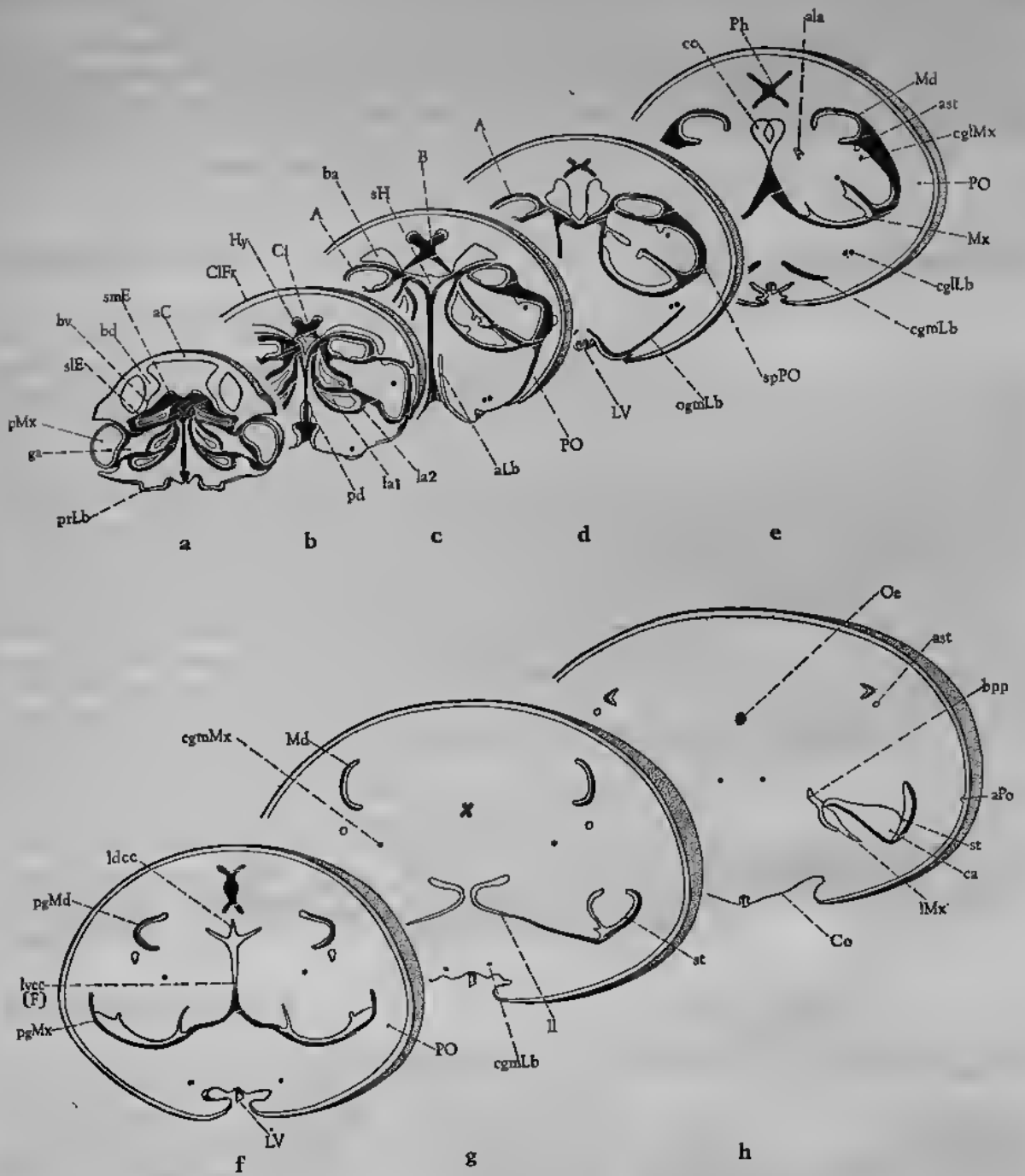

FIG. 9. — Blocs diagrammes montrant les plis oraux et les poches gnathales chez *Eosentomon*. La cavité générale est en blanc : l'atrium, les poches gnathales, le stomodeum et les canaux évecteurs glandulaires sont en noir.

Source : MNHN, Paris

niveau, les ligaments mandibulaires [lMd] (fig. 34) et maxillaires [lMx] (fig. 9*h*) traversent le pli oral et vont à la paroi externe épicrâniale. La mandibule et la maxille s'insèrent sur la paroi interne des poches gnathales (fig. 9*e*) et leur cavité communique alors avec le mixococle (fig. 9 *e*). En avant la mandibule et la maxille sont libres dans la cavité atriale (fig. 9 *d*).

L'atrium et la poche gnathale maxillaire sont renforcés par deux formations : le sclérite pariétal des plis oraux [sp PO] et les fulturae [F]. Le premier [spPO], (fig. 9 c-e) est une baguette chitineuse horizontale placée sur la paroi externe atriale. On peut la suivre depuis l'épipharynx jusqu'au niveau où les deux poches gnathales mandibulaires et maxillaires se séparent.

Les fulturae s'étendent depuis la base de l'hypopharynx jusqu'au cardo maxillaire (fig. 9 *f-h* et 11). Ils forment la paroi médio-ventrale de la poche gnathale maxillaire (fig. 19 *f*). Le domaine des fulturae sera précisé dans le chapitre consacré à l'endosquelette.

On remarquera que l'atrium et les poches gnathales avaient été vues par Berlese chez *Acerentomon* (fig. 129 à 131 de sa planche XIII), mais l'auteur ne s'est pas préoccupé du mode de libération des gnathes dans la cavité atriale et des dispositifs anatomiques découlant de l'entotrophie.

4. Linea ventralis (fig. 5, 7, 9, 10).

La face ventrale de la tête des Protoures est parcourue par une formation très particulière, la linea ventralis [LV] (fig. 5). Chez *Eosentomon*, la linea ventralis a été découverte par Berlese. Elle a été étudiée sommairement par cet auteur et par Tuxen (1963*b*), et décrite plus en détail par Prell. En fait, et nous ne cesserons de faire cette remarque au cours de notre étude, bien des descriptions anatomiques de nos prédécesseurs sont entachées d'erreurs. Il nous semble donc nécessaire de reprendre la description de la linea.

La linea ventralis s'étend entre les marges ventrales des plis oraux, depuis le foramen oral jusqu'au foramen occipital (fig. 5). L'espace compris entre les plis oraux est membraneux. Contrairement à Prell qui avait cru y trouver un sclérite gulaire fusiforme, nous affirmons, en accord avec Berlese et Tuxen (1964) qu'il n'existe pas de sclérite ventral entre les plis oraux. La membrane s'invagine, formant une étroite gouttière sagittale ventrale. Sur le fond de cette sorte de canal longitudinal s'élève une étroite crête médiane sclérifiée, subdivisant le fond de la linea en deux. En coupe, cette carène a l'apparence d'une dent aigue (fig. 9 *e-g* et 10 *d-e*). Elle a été fort bien observée par Prell. Cette carène sagittale se prolonge sur la membrane collaire, où elle s'efface progressivement (fig. 5). Elle n'atteint jamais le sternite prothoracique. Distalement, lorsque les marges des plis oraux s'écartent, il apparaît de chaque côté de la carène sagittale une autre lame de configuration semblable, moins élevée (fig. 9 *e*). L'ensemble forme, en coupe transverse, deux sillons parallèles délimités par trois crêtes aigues (fig. 7, 9 *d*, 10). Ces crêtes font saillie sur la marge ventrale du foramen oral, au point de jonction des plis oraux (fig. 5, 7, 10 *a-b*). L'ensemble correspond au submentum de Prell, à l'ensemble du labium basal et des ligulae de Berlese.

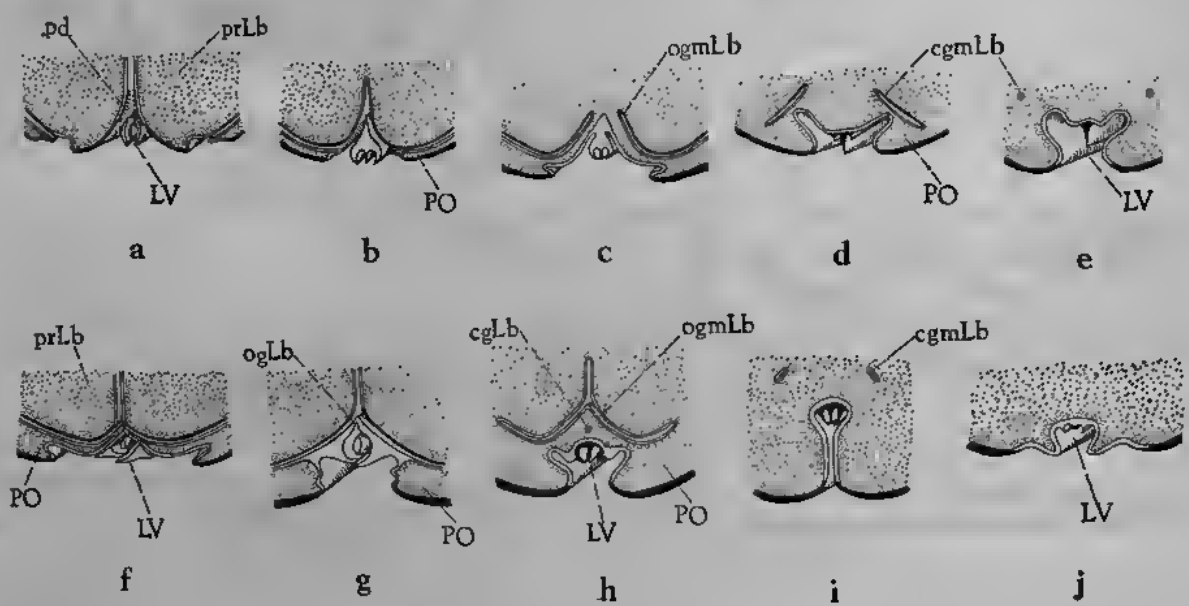

Fig. 10. — Coupes successives montrant la structure de la linea ventralis : a-e : *Eosentomon*, f-j : *Acerentomon*

Source : MNHN, Paris

II. ACERENTOMON AFFINE BAGN.

La tête des *Acerentomon* a été étudiée beaucoup plus en détail que celle des *Eosentomon*. Les travaux de BERLESE ont porté sur *A. maius* Berl. (sub nomine *A. doderoi* Silv.), ceux de TUXEN (1952, 1959*a*, 1964) sur *Acerentomon gallicum* Ion. (sub nomine *A. doderoi* Silv.), et ceux de FRANÇOIS (1959) sur *Acerentomon affine* Bagn. (sub nomine *A. propinquum* Conds). Si TUXEN et FRANÇOIS ont abordé l'étude du système squelette-musculaire, ils ont négligé les systèmes glandulaires et nerveux. Seul le travail de BERLESE est de loin le plus complet, malgré ses imperfections nombreuses.

1. Epicranium (fig. 2, 4, 6, D, E).

La tête est semi-prognathe, un peu plus inclinée vers le bas que celle d'*Eosentomon*. La capsule céphalique est moins globuleuse, plus pyriforme. De plus grande taille, elle atteint 175-190 µ de longueur. Sa section, au niveau de la largeur maximum, est pratiquement circulaire.

On retrouve les sutures déjà repérées chez le genre précédent. La suture clypéo-labrale [sCL] (fig. 2, 4, E) transverse décrit un trajet en V. Il en est de même pour la suture clypéale [sCl] (fig. 2, 4) parallèle à la suture clypéo-labrale. Comme chez *Eosentomon* il n'existe pas de surface articulaire entre labre et clypéus. La suture postoccipitale [sPo] (fig. 4) est à la fois plus courte et moins marquée. Distalement, elle naît plus ventralement par rapport au pseudoculus (fig. 4). Son trajet reste à peu près parallèle à la marge du foramen occipital. Elle s'efface dans la région dorsale chez *Acerentomon affine*. Contrairement à ce qui se passe chez *Eosentomon*, elle ne correspond pas à un phragme interne.

On retrouve les mêmes aires céphaliques que chez *Eosentomon*. Nous indiquerons surtout les différences entre les deux Protoures. Le labre (Lr, fig. 2, 4, E) est caractéristique des *Acerentomon :* il est rostriforme, très allongé. Le postocciput (Po,] (fig. 2, 4) forme une bande transverse, à bords parallèles, occupant la région proximale de la tête. Le postocciput possède un spodème médian [amPO], (fig. 4) moins accentué que chez *Eosentomon*, et se fusionnant distalement et proximalement avec la marge du foramen occipital. Sa réduction est peut-être en corrélation avec l'absence de désclérification du postocciput, qui se rencontre chez le genre *Eosentomon*.

Il n'existe pas de sclérites collaires (TUXEN 1964, FRANÇOIS 1959).

Nous retrouvons le pseudoculus [Ps] plus dorsal que celui d'*Eosentomon*, et l'orifice de la glande frontale [ogFr] (fig. 2), décrit par CONDÉ et FRANÇOIS (1962). Cette glande unicellulaire ou bicellulaire se place entre le cerveau et la paroi occipitale, dans le plan sagittal. Nous pensons qu'elle doit correspondre au « tissu réticulé dense » décrit par BERLESE, dans le vertex d'*Acerentomon maius* Berl. Son canal évecteur impair s'insinue entre l'hypoderme et le cerveau, et se dirige vers l'avant pour venir déboucher entre les deux pseudoculi, comme chez *Eosentomon*.

La région clypéo-frontale et les plis oraux sont parcourus par un certain nombre de lignes transverses plus ou moins sinueuses, dont les trajets varient à l'intérieur même de l'espèce. Ces lignes, (fig. 4) passant par les embases des poils, se présentent comme de très légères surélévations de la chitine. On a déjà parlé de leur valeur à propos d'*Eosentomon*.

Comme chez le genre précédent, l'ensemble du labre, du clypéo-frons, des régions occipitales et postoccipitales forme une armature rigide, dépourvue de toute membrane articulaire entre les différents territoires, sans trace de condyle et de glènes articulaires. Là non plus, nous ne trouvons pas trace de métatentorinae ou de pretentorinae.

2. Région clypéo-labrale.

A l'extrémité de la capsule céphalique d'*Acerentomon* se trouve un labre (Lr] (fig. 2, 4, D) très étiré en avant, souvent appelé rostre. Cet allongement en pointe est variable en fonction des espèces, et sa longueur relative par rapport à l'épicranium est utilisée en systématique. La taille maximum est atteinte chez *A. giganteum* Condé.

Chez *Acerentomon affine*, la marge postérieure labrale est pourvue de denticulations courtes, au nombre de trois ou quatre chez l'espèce étudiée. Ces denticulations ont été reconnues par TUXEN (1963*c*) chez *Acerentomon gallicum* Ion. Par analogie avec les formations des tergites et pleurites abdominaux connues des systématiciens, on appellera ces denticulations pectines céphaliques labraux [pLr], (fig. 4). Comme chez *Eosentomon*, le labre est étroitement relié à l'épicranium, et dépourvu de toute mobilité.

La forme du clypéo-frons est la même que chez *Eosentomon*, et ses rapports avec la linea ventralis sont identiques. Les orifices des glandes épidermiques clypéales [ogCl], (fig. 2, 4) s'ouvrent plus en arrière que chez *Eosentomon*, au-delà de la suture clypéale.

La disposition des sclérites épipharyngiens est identique (fig. 8). L'ensemble est plus fortement sclérifié, assurant une grande rigidité à la face ventrale du labre. Le rostre est encore renforcé par deux apodèmes labro-épipharyngiens [aLrE], (fig. 33) appelés apodèmes clypéo-labraux par BERLESE, clypéo-épipharyngiens par FRANÇOIS (1959). Ils naissent latéralement sur le labre et convergent sur le sclérite médian épipharyngien. D'autre part, la paroi membraneuse située de part et d'autre du sclérite médian épipharyngien [smE], (fig. 8) se creuse dorsalement, formant deux sillons semi-circulaires, dans lesquels se meuvent les mandibules. FRANÇOIS

Source : MNHN, Paris

(1959) a décrit ces sillons sous le nom de sillons mandibulaires épipharyngiens (sMd], [fig. 8). Enfin, en avant de la suture clypéo-labrale, les marges latérales du labre commencent à s'étendre vers le bas, au niveau des pectines céphaliques, ce qui n'est pas le cas chez *Eosentomon*. Le sclérite médian en Y [smE], (fig. 8) a été appelé carène sagittale par Berlese, carène épipharyngienne par François. Il n'existe pas de limite clypéo-labrale ventrale.

La musculature est identique à celle d'*Eosentomon*. Elle se compose d'un rétracteur épipharyngien [rE], (fig. 33) très oblique et de dilatateurs du cibarium [dc1-4], (fig. 33) au nombre de quatre paires, insérés sur le plafond atrial.

3. Plis oraux.

On indiquera que fondamentalement, les dispositions sont les mêmes que chez *Eosentomon*. Les plis oraux sont identiques à ceux d'*Acerentomon*, ainsi que les poches gnathales mandibulaires et maxillaires, renforcés par les fulturae et les sclérites pariétaux qui, chez *Acerentomon*, occupent une position plus ventrale sur la paroi atriale.

Nous avions décrit dans notre premier travail une région post-labiale membraneuse en croissant. Il s'agit en fait de la marge ventrale du foramen oral, formée par les plis oraux.

4. Linea ventralis (fig. 6, 8, 10).

La linea ventralis des *Acerentomon* a été observée par Berlese sous le nom de tube glandulaire ventral, par Tuxen (1959*a*, 1964) et François (1959). Ce dernier a donné une description précise de la linea. On se contentera de rappeler que le sillon ventral sagittal est parcouru par trois crêtes longitudinales et parallèles de quelques μ de hauteur (fig. 10 *i*). Sur la marge ventrale du foramen oral, la crête médiane se transforme en dent aigue saillant distalement à l'horizontale (fig. 10 *f-g*). Les crêtes latérales deviennent massives, et forment deux lames triangulaires se croisant l'une au-dessus de l'autre (fig. 6, 8, 10 *f* et 10 *g*). Ces lames sont les ligulae de Berlese, et nous les avons attribuées par erreur au postlabium sous le nom de processus postlabiaux. Ces lames indiquent donc le point de jonction des plis oraux.

Les dispositions anatomiques rappellent donc celles des *Eosentomon*. Les différences résident dans les crêtes latérales qui parcourent toute la longueur de la linea et saillent fortement vers l'avant.

III. INTERPRÉTATIONS

La capsule céphalique d'un Protoure est assez déconcertante pour un entomologiste habitué à étudier une structure considérée comme classique, telle que la tête d'un Orthoptéroïde. D'une façon plus générale, à propos de la tête des Aptérygotes entotrophes, Snodgrass (1951) écrivait avec raison : « Here, surely, is a collection of diversely distributed characters sufficient to disconcert the most expert phylogenist ».

La tête d'un Protoure se caractérise par sa simplification extérieure apparente. Il semble n'y avoir aucune distinction nette entre les différentes aires entrant dans la constitution de cette capsule crânienne. Au premier abord, on ignore si la suture postérieure mérite le terme d'occipitale ou postoccipitale, et si les deux sutures transverses antérieures parallèles correspondent respectivement aux sutures clypéo-labrale et épistomienne. La suture épicrânienne est absente, et il n'existe pas de suture subgénale. On ne voit pas d'yeux, d'ocelles et d'antennes. Les pretentorinae et metatentorinae sont absents. La mandibule ne possède aucune articulation apparente crânienne, et il en est de même pour la maxille.

Au cours de nos précédentes descriptions de la capsule céphalique des deux genres de Protoures, nous avons employé les termes de labre, clypéo-frons, postocciput, plis oraux et linea ventralis. Il importe maintenant de justifier l'emploi de ces termes.

1. Région clypéo-labrale.

Le rostre des Protoures a reçu diverses interprétations. Pour Silvestri (1907), Schepotieff (1911), Prell, Stach (1935) et Tuxen (1931, 1959, 1963*b*), il représente un labre. Pour Berlese, Ewing (1940), Denis (1949), François (1959) et Tuxen (1964), nous avons affaire à un clypéo-labre.

Pour délimiter les aires et préciser la valeur des deux sutures apicales transverses du rostre, nous devons faire appel à l'anatomie interne et à l'anatomie comparée, puisque les formations habituellement connues semblent très modifiées chez les Protoures.

Source : MNHN, Paris

Pour repérer sur la capsule céphalique les aires pouvant être rapportées au frons d'une part, et au clypéus d'autre part, on fera les remarques suivantes :

Les muscles dilatateurs stomodéaux dorsaux les plus distaux sont insérés sur la paroi épipharyngienne atriale. Ils sont desservis par le nerf procurrent issu du ganglion frontal. On les appellera muscles dilatateurs cibariaux [dc] au sens de SNODGRASS (1935). Ce sont des clypéo-épipharyngiens antérieurs et postérieurs (nos 81 et 82) pour MATSUDA (1965), des suspenseurs du cibarium pour WEBER (1954). Nous connaissons de tels muscles chez les deux autres ordres d'Entotrophes : ce sont les muscles clypéo-épipharyngiens décrits chez les Collemholes en particulier par FOLSOM (1899), WILLEM (1900), HOFFMANN (1905), DENIS (1928) et WOLTER (1963). FOLSOM les appelle improprement dilatateurs pharyngiens chez *Orchesella*. Ils ont été observés chez *Campodea* par NASSONOW (1887), TUXEN (1959*a*) et MANTON (1964). Ils prennent leur origine sur le clypéus.

Les quatre paires de dilatateurs cibariaux d'*Eosentomon*, les quatre paires chez *Acerentomon* permettent déjà d'attribuer leur point d'origine à un territoire clypéal. Nous savons qu'il en est ainsi chez les autres Aptérygotes entotrophes et chez les Thysanoures. En arrière des dilatateurs cibariaux, nous rencontrons un ensemble de muscles annulaires, de dilatateurs dorsaux et latéraux. Nous sommes maintenant dans le pharynx et nous avons dépassé la bouche. Les dilatateurs dorsaux et latéraux nous indiquent que, au-dessus du pharynx, s'étend le frons [Fr]. On voit donc que la limite clypéo-frontale se place entre le dernier dilatateur cibarial et le premier dilatateur dorsal pharyngien, sur une portion de la capsule céphalique dépourvue de toute suture. On a décrit d'autre part un muscle dont l'origine se place entre la première paire de dilatateurs cibariaux, le rétracteur épipharyngien [rE] (fig. 32), et s'insérant sur le sclérite médian épipharyngien. Il est desservi par le nerf procurrent. Pour nous, son origine entre les dilatateurs cibariaux doit être clypéale. Nous le considèrerons comme un rétracteur clypéo-épipharyngien régressé. Il ne semble pas qu'il existe un tel muscle chez les Collemholes, où après le rétracteur labral, appelé dépresseur du labre par FOLSOM et HOFFMANN débute la série des dilatateurs cibariaux. On ne cherchera pas son équivalent chez les Diploures tant que la musculature céphalique de cet ordre restera mal connue et les descriptions insuffisamment précises. Chez les Thysanoures, nous connaissons un tel muscle clypéo-épipharyngien. Il s'agit du muscle clypéal postérieur du labre [mCpl] décrit chez *Thermobia* par CHAUDONNERET (1950), du rétracteur postérieur du lobe épipharyngien [mrpl] décrit chez les Machilides par BITSCH (1963*b*). Selon cet auteur, ces muscles s'insèrent sur des sclérites interprétés comme des tormae. Ces tormae indiquent selon MENEES (1958*b*) la limite clypéo-labrale ventrale. Examinons maintenant les deux sutures transverses rostrales. La plus distale est placée dans le plan de l'insertion ventrale du rétracteur épipharyngien. Nous n'avons pas encore parlé de l'endosquelette. Ses bras antérieurs dorsaux [bd] (fig. 11), s'unissent à la paroi épicrânienne. On indiquera ultérieurement que chez les Protoures, on ne peut parler de tentorium au sens classique du terme. Il n'est pas possible d'utiliser les pretentorinae, qui n'existent pas chez les Protoures, pour repérer la limite clypéo-frontale. Ces bras dorsaux rejoignent la paroi dorsale épicrânienne entre les deux sutures chez *Acerentomon*, en arrière de ces deux sutures chez *Eosentomon*. La suture proximale ne peut donc être clypéo-labrale. Elle n'est pas non plus clypéo-frontale, puisque la suture épistomienne est à la fois virtuelle et beaucoup plus postérieure. Elle doit être clypéale, séparant un préclypéus d'un postclypéus. La suture distale, du fait de sa position, doit représenter la suture clypéo-labrale.

Il peut sembler intéressant d'utiliser le critère indiqué par SNODGRASS (1935, 1947), repris par DORSAY (1943), DUPORTE (1957) et MATSUDA (1965). Ce critère permet d'appeler frons la région d'insertion des muscles placés à l'intérieur de l'anneau oral formé par le ganglion frontal et ses racines ventrales, et clypéus la région d'insertion des muscles antérieurs à cet anneau, le ganglion frontal se plaçant au niveau de la bouche et servant de point de repère pour séparer le pharynx du cibarium. Chez *Acerentomon* le ganglion frontal est placé pour sa plus grande partie en arrière du pharynx. Chez *Eosentomon*, il est franchement en arrière. Chez les deux genres, les muscles pharyngiens les plus antérieurs sont en avant des racines du ganglion frontal. L'application du critère de SNOSGRASS nous obligerait alors à déclarer d'origine cibariale le dispositif musculaire que tous les auteurs ont considéré jusqu'ici comme le pharynx. Le clypéus s'étendrait alors fort loin vers l'arrière, jusqu'au nivesu du pseudoculus. Une telle hypothèse n'est guère concevable, et il faut admettre que chez les Protoures, le ganglion frontal est placé en arrière du pharynx, au-delà du niveau de la bouche. Ses racines circumstomodéales sont en arrière du pharynx. On remarquera que chez les Collemholes, le ganglion frontal (HOFFMANN 1928, DENIS 1928,) tend à se placer en avant du plan de la houche,

Source : MNHN, Paris

marqué par l'insertion des ligaments tenseurs. La règle de SNODGRASS demande donc, pour les Aptérygotes entotrophes du moins, à être appliquée avec quelque prudence.

Nous arrivons à l'interprétation suivante de la région apicale des Protoures : il existe une suture clypéo-labrale (sCL, fig. 1, 2); par contre la suture épistomienne est virtuelle. Le rostre des Protoures est formé uniquement par le labre, et non le clypéo-labre. Ventralement, nous admettons que l'insertion du muscle rE se place sur des tormae, rapprochés dans le plan médian et fusionnés sagittalement. Les bras antérieurs dorsaux ont leur origine sur le clypéus. Cette hypothèse reprend les conclusions de BERLESE. Elle diffère de celle de PRELL, pour qui les apodèmes clypéo-labraux et clypéo-frontaux étaient confondus, le clypéus étant nul. Nous considérons donc notre interprétation antérieure (1959) basée sur la présence de pretentorinae, comme erronée.

L'incorporation du clypéus au frons ne doit pas surprendre. Elle se produit chez les deux autres ordres d'Entotrophes : Collemboles et Diploures. Chez les Collemboles, le clypéus est soit incorporé, soit mal séparé du frons (FOLSOM 1900, HOFFMANN 1911). Cette incorporation n'est pas particulière aux Aptérygotes entotrophes. Elle se retrouve chez les Thysanoures Zygentomes (BITSCH 1963*a* et 1963*b*) et divers ordres de Ptérygotes.

2. Plis oraux.

En décrivant la capsule céphalique, nous avons consacré un paragraphe aux formations que nous avons appelées avec les auteurs les plis oraux (plicae orales), qui dissimulent les mandibules et les maxilles aux yeux de l'observateur. Cette position des pièces buccales à l'intérieur de la tête, ainsi que la paroi qui les enveloppe, appellent une série de questions. On peut se demander comment l'entotrophie s'est réalisée, et d'une façon plus générale, à quels métamères appartiennent ces plis oraux et quel matériel métamérique est entré dans leur constitution. On ajoutera : quels changements se sont produits pour les appendices gnathaux à la suite de la formation des plis oraux? Nous répondrons à de dernier problème après avoir étudié les pièces buccales.

Aux deux premières questions TUXEN (1959 *a*) s'est efforcé de répondre et ses conclusions sont satisfaisantes, appuyées sur des preuves embryologiques bien établies. Nous nous contenterons donc de résumer ses conclusions. Par contre TUXEN a seulement effleuré le problème du matériel métamérique utilisé, problème qu'il nous a semblé utile d'aborder.

Une connaissance précise du développement embryonnaire des Protoures serait extrêmement précieuse pour notre travail. Mais malheureusement aucun auteur jusqu'à présent ne s'est soucié ou n'est parvenu à observer la ponte d'un Protoure et à suivre les stades du développement embryonnaire. Nos essais pour obtenir en élevage une ponte se sont soldés par des échecs. Il peut sembler imprudent d'appliquer aux Protoures, comme l'ont fait en particulier HANSEN (1930), SNODGRASS (1951 et 1960), DENIS (1949), FRANÇOIS (1959), TUXEN (1959*a*) et MATSUDA (1965), les observations faites sur les embryons de Collemboles et Diploures. En fait, la très grande ressemblance dans la disposition des pièces buccales et des poches gnathales, du système endosquelettique et de ses relations avec la maxille, ont permis à tous ces auteurs d'estimer que la réalisation de la constitution entotrophe chez les Protoures ne doit pas être fondamentalement différente de celle que nous connaissons chez les autres Aptérygotes entotrophes. Le jour où il sera possible de décrire des œufs de Protoure en voie de développement, il semble raisonnable de supposer qu'on obtiendra les mêmes conclusions faites à propos des Collemboles et des Diploures, pour la réalisation de l'entotrophie.

Pour en revenir aux données acquises, les travaux de PACKARD (1871) sur *Isotoma walkerrii*, d'UZEL (1897) sur *Tomocerus vulgaris* (sub nomine *Macrotoma vulgaris*), de CLAYPOLE (1898*a* et 1898*b*) et FOLSOM (1900) sur *Anurida maritima*, de PROWAZEK (1900) sur *Isotoma grisea*, PHILIPTSCHENKO (1902*b*) sur *Isotoma cinerea*, d'HOFFMANN (1911) sur *Tomocerus plumbeus* et récemment ceux de BRUCKMOSER (1965) sur *Orchesella villosa* ont montré comment se formaient les plis oraux chez les Collemboles. Grâce à UZEL (1897) et SILVESTRI (1933) nous savons comment se réalise la condition entognathe chez *Campodea staphylinus* et *Projapyx major*. Nous ajouterons que PACKARD le premier a observé les plis oraux en voie de formation. Nous ne reprendrons pas en détail les descriptions embryologiques des auteurs cités plus haut. Elles ont montré ceci : à un certain stade du développement embryonnaire, il se forme sur la capsule céphalique des duplica-

Source : MNHN, Paris

tures de la paroi ectodermique dorsale, duplicatures qui s'étendent depuis le clypéus jusqu'au domaine labial. Ces replis laminaires vont s'étendre latéralement vers le bas et aller ventralement à la rencontre l'un de l'autre, en enveloppant les ébauches gnatbales. L'embryologie permet d'écarter l'bypotbèse d'un enfoncement des pièces buccales à l'intérieur de la capsule céphalique, ce que supposait MEINERT (1876) chez les Diploures. Il y a enveloppement des pièces buccales par des replis ectodermiques dorsaux, mais non comme l'avait pensé NASSONOW (1887) qui avait supposé une soudure latérale de deux replis tégumentaires, enveloppant respectivement les parois ventrales et dorsales et fusionnant latéralement. Il existe une grande similitude dans la disposition des gnatbes entres les trois ordres d'Aptérygotes entotrophes. Nous renvoyons le lecteur au travail de NASSONOW qui montre clairement les dispositifs anatomiques réalisés chez les Collemboles et Diploures.

On est droit d'admettre que le mode de formation des plis oraux des Collemboles et des Diploures s'applique aussi aux Protoures. Nous avons dit que les plis oraux, et cela est particulièrement net chez *Acerentomon* avec son labre étiré en rostre (fig. 4), ont en avant l'aspect d'une expansion laminaire dorso-ventrale, enveloppant progressivement de l'avant vers l'arrière mandibule et maxille. Cet aspect anatomique rappelle par exemple le stade embryonnaire 4 du Collembole *Orchesella villosa* décrit par BRUCKMOSER. On notera que chez *Acerentomon*, l'entotrophie s'est propagée sur le labre, à la différence d'*Eosentomon* où le pli oral commence en arrière de la suture clypéo-labrale. Cela apparaît nettement sur les figures 3 et 4.

L'embryologie cépbalique des Collemboles et des Diploures a montré que les plis oraux se formaient à partir de matériel ectodermique issu depuis le domaine tritocéphalique jusqu'au domaine labial. En écrivant cela nous pensons particulièrement aux travaux de FOLSOM et d'UZEL. En est-il de même chez les Protoures? Nous ajouterons : d'autres métamères participent-ils à la formation des plis oraux?

Cbez les Protoures, les plis oraux reçoivent ventralement une innervation tégumentaire du ganglion labial (tLb) maxillaire (tMx) et mandibulaire (tMb) sur leur face ventrale et latérale. Cette innervation permet d'affirmer une participation des segments mandibulaires, maxillaires et labiaux dans la formation des plis oraux. La présence des ligaments mandibulaires et maxillaires confirme cette bypothèse. Nous avons également indiqué que l'entotrophie s'est propagée sur le clypéus. L'innervation du domaine clypéal nous fera admettre un pli oral tritocéphalique.

Notons qu'il n'existe pas dans le rostre des Protoures la formation décrite par DENIS sur le nom de ligament tenseur. En étudiant les appendices gnathaux, on verra que la limite morphologiquement dorsale des plis oraux mandibulaires et maxillaires est matérialisée par les ligaments mandibulaires et maxillaires. D'autre part, on repèrera un point de la limite intersegmentaire maxillo-labiale : le point d'insertion du ligament maxillaire sur l'épicranium. Si les auteurs semblent s'accorder sur le mode de formation et le nombre de métamères entrant dans leur composition, il reste une question controversée, et d'ailleurs peu étudiée : de quelle partie du métamère dérivent les plis oraux? Le fait qu'ils naissent latéralement, juste au-dessus de l'appendice, laisse supposer une origine soit tergale, soit pleurale. Cela est en accord avec BERLESE qui écrit que la paroi de la capsule crâniale des Protoures représente non un sternite, mais les bords repliés des tergopleurites. Nous mettrons à part l'bypothèse de CLAYPOLE (1898), pour qui les plis oraux étaient d'origine appendiculaire, c'est-à-dire une bypertrophie de l'appendice tritocéphalique chez les Collemboles. Cette conception a été critiquée par FOLSOM (1900) qui a montré l'origine plurimétamérique des plis oraux, critique à laquelle nous souscrivons et qui s'applique aux Protoures. Le fait que cbez les Collemboles et chez le Diploure *Campodea*, étudié par UZEL, plis oraux et ébaucbes appendiculaires coexistent écarte l'hypothèse de CLAYPOLE.

Chez les Protoures, les plis oraux sont-ils issus de replis paratergaux exagérément développés, ou bien proviennent-ils des arcs pleuraux? Avant d'étudier le cas des Protoures, on passera en revue les quelques hypothèses émises concernant l'origine des plis oraux des Collemboles et des Diploures. Pour FOLSOM (1900) les plis oraux sont homologues avec les régions pleurales des Insectes. Cette idée a été reprise par DENIS (1928) qui, s'aidant des idées de BÖRNER (1914) sur la constitution de la mandibule arthropodienne, a émis l'idée « d'épipodites subcoxaux, secondairement fusionnés les uns avec les autres » chez les Collemboles. L'origine tergale des plis oraux semble avoir été soutenue par CRAMPTON (1928) qui appelle les plis oraux plis subgénaux, par PACKARD (1871) qui les considère comme exclusivement deutocéphaliques. Récemment, MANTON (1964, p. 55) a étudié ce problème. A la suite d'un important travail d'anatomie comparée des mandibules et maxilles des Arthropodes, l'auteur conclut que la mandibule des Hexapodes est composée de l'appendice entier (type B de l'auteur). Pour MANTON, l'articulation postérieure de la mandibule est subcoxo-

Source : MNHN, Paris

tergale; il n'existe donc pas de raison de supposer un pli oral, que l'auteur appelle pli pleural, dérivant du protopodite, puisque ce pli est dorsal à l'articulation. MANTON note que l'origine embryonnaire des plis oraux se fait à partir de la tête et non des rudiments appendiculaires. L'auteur ajoute que l'apparition de plis oraux n'est pas un phénomène particulier aux Aptérygotes Entotrophes. On retrouve des plis oraux chez les Thysanoures, plusieurs ordres de Myriapodes et de Crustacés, et même chez les Onychophores, ce que montre leur embryologie. Cela avait déjà été remarqué par CRAMPTON (1928), qui donne une liste des groupes de Mandibulata chez lesquels il existe une « tendance » à la formation de plis oraux, que CRAMPTON appelle plis subgénaux. L'auteur remarque que la tendance vers le type entognathe, qu'il appelle type proturoïde, s'est pleinement développée seulement chez les Insectes. On renverra le lecteur aux travaux classiques de BÖRNER (1904, 1914), HANSEN (1925), SNODGRASS (1950, 1951, 1952) concernant les Crustacés, classe où les articles coxopodiaux sont encore reconnaissables. Les gnathes peuvent être enveloppés par des replis tergaux ou par des épipodites subcoxaux. Dans le premier cas, on citera les Décapodes, dans le second cas, des Isopodes tels que les *Gnathia*. On remarquera que la cavité branchiale des Crustacés, d'origine paratergale, ne se ferme pas ventralement par union des marges distales paratergales. Il en est de même pour les épipodites. Les cas de fusion distale des appendices sont très rares et ne sont jamais que sur une même paire. On les connaît chez les Crustacés parasites très modifiés et personne ne voudrait en tirer quelque valeur phylogénétique générale.

Pour en revenir aux Protoures, on admettra que dans le domaine labial, les subcoxae peuvent se retrouver dans le postmentum, et le sternum sur une partie des fulturae; cela nous entraîne à considérer les plis oraux labiaux issus du tergite. Leur étirement ventral a rejeté vers l'avant l'appendice labial. La paroi ventrale épicrânienne est donc morphologiquement dorsale.

L'anatomie comparée tendra à nous faire admettre, à la suite de BÖRNER (1914) un sympodite maxillaire se retrouvant en entier dans l'appendice, et à considérer le pli oral maxillaire comme une expansion latérale tergale. Plus en avant, il n'est plus évident que les plis oraux soient d'origine tergale.

Il n'est pas encore possible, actuellement, de préciser si la mandibule des Insectes comprend la totalité des subcoxae incorporés, ou bien si une partie des subcoxae est incorporée au crâne. Il est probable que la subgéna portant la pièce buccale soit d'origine pleurale, probablement subcoxale si on admet l'hypothèse de BÖRNER. L'articulation actuelle, contrairement à l'affirmation de MANTON, serait alors intra-sympodiale. C'est une conséquence logique de l'incorporation plus ou moins poussée du sympodite. Si l'on admet la valeur appendiculaire du pli oral chez les Protoures, on peut, en comparant avec ce qui se passe chez les Crustacés, songer à en faire un exite subcoxal mandibulaire. L'embryologie ne permet pas de l'affirmer. Toutes les études embryologiques (FOLSOM, HOFFMANN, UZEL, BRUCKMOSER) montrent que les ébauches mandibulaires ne montrent aucune segmentation reconnaissable. On ne peut pas décider si le sympodite mandibulaire est ou non incorporé au crâne sur la foi des données embryologiques. Dans l'état actuel des connaissances, on ne peut non plus guère compter sur les nerfs pour trancher la question. L'étude de la musculature nous fera admettre que le corpus mandibulae contient des éléments subcoxaux, mais elle ne permet pas d'affirmer si la totalité des arcs subcoxaux est incorporée à la mandibule.

3. Linea ventralis.

La formation particulière de la tête des Protoures connue sous le nom de linea ventralis a été peu étudiée, et seuls BERLESE, PRELL et FRANÇOIS ont précisé son anatomie à l'aide de coupes sériées. DENIS (1949) a émis l'hypothèse que chez les Protoures, comme chez les Collemboles, la glande labiale devait déboucher entre les coxae labiaux. Simultanément, TUXEN et FRANÇOIS la même année (1959) ont vérifié cette hypothèse et indiqué le débouché ventral de la glande labiale décrite par BERLESE.

Les figures 9 et 10 montrent que le canal de la glande labiale médiane s'ouvre non pas entre le labium et l'hypopharynx, mais entre les plis oraux et le labium, au niveau des denticules distaux de la linea ventralis. L'orifice est donc bien placé entre les coxae labiaux, et la sécrétion s'écoule sous le labium. Immédiatement en arrière suit la linea, sorte de gouttière ventrale parcourue de lamelles appendues au fond de ce canal.

Quel est le rôle de cette formation? On peut penser soit à un rôle de conduction de la sécrétion labiale par capillarité, soit à un rôle sensoriel.

Source : MNHN, Paris

Il est vraisemblable que le produit de sécrétion labiale s'écoule à la fois vers l'avant entre les parois coxales accolées dans le plan médian, et vers l'arrière à l'intérieur de la linea. L'écoulement vers l'avant est évident dans le cas d'*Acerentomon*, où nous avons précédemment décrit (1959) sous le nom de canal interlabial une sorte de canal impair formé par deux invaginations symétriques des parois labiales. En ce qui concerne la linea ventralis, l'observation sur des animaux vivants est difficile, mais nous avons observé, au moins dans un cas, chez *Acerentomon affine* la linea ventralis remplie par un produit visqueux que nous avons supposé être la sécrétion labiale.

On peut également penser à un organe sensoriel. L'observation de l'innervation labiale montre que la linea ventralis elle-même ne reçoit aucun nerf et que sa paroi ne porte aucune cellule sensorielle. Les poils bordant extérieurement le sillon de la linea reçoivent des fibres nerveuses labiales. Il ne nous a pas été possible d'observer de débouché canaliculaire à l'intérieur même de la linea.

Il semble donc que le rôle de formation conductrice de la sécrétion labiale puisse être retenu.

La linea ventralis se retrouve parmi les Insectes chez un seul ordre : celui des Collemboles. Observée pour la première fois par TULLBERG (1871) chez *Orchesella*, elle a été bien décrite par FOLSOM (1899), WILLEM (1900) et surtout HOFFMANN (1905). L'ouverture ventrale des glandes céphaliques a été mise en évidence par FERNALD (1890). Quel est le rôle de la linea ventralis chez les Collemboles? Pour la majorité des auteurs, en particulier pour FERNALD, WILLEM et SABBE (1897), HOFFMANN, IMMS (1906), DENIS (1928), SEDLAG (1952), la fonction de conduction par capillarité a été admise. Pour eux, le produit de sécrétion des glandes céphaliques du tube ventral (Labialnephridien et acinöse Drüsen des auteurs allemands) s'écoule en direction du tube ventral par l'intermédiaire de la linea ventralis. Pour être objectif, nous dirons que ce rôle a été nié par FOLSOM (1899), MACNAMARA (1924), TYLLYARD (1931*a*) et surtout MUKERJI (1932), pour qui la sécrétion s'écoule vers l'avant. WOLTER (1963) ne se prononce pas sur la question, et néglige le problème morphologique posé par l'existence de la linea chez les Collemboles.

Ce terme de linea ventralis créé par TULLBERG est-il applicable aux Protoures? Dans les deux cas, on se trouve en face d'une glande céphalique labiale débouchant ventralement, et dont l'orifice est suivi d'une sorte de canal impair ventral plus ou moins rebordé de lames chitineuses, l'ensemble formant une sorte de gouttière incomplètement fermée. Le terme de linea ventralis est donc bien applicable aux Protoures, et l'homologie des deux formations, faite par PRELL en comparant la linea d'*Eosentomon germanicum* à celle du Collembole *Tomocerus plumbeus* décrit par HOFFMANN est parfaitement justifiée. Cette homologie a été reprise également par DENIS (1959), TUXEN (1959*a*, 1964), FRANÇOIS (1959).

La différence essentielle entre Protoures et Collemboles réside dans l'extension de la linea ventralis chez les Collemboles sur les faces sternales thoraciques et abdominales jusqu'au tube ventral. De ce fait, pour PRELL, les linea ventralis des Protoures et Collemboles ne doivent pas avoir le même rôle physiologique.

On remarquera que, sauf erreur de notre part, les embryologistes en étudiant les Collemboles ne se sont pas souciés de décrire la formation de la linea, et le dernier travail que nous connssissions, celui de BRUCKMOSER, ne fournit aucune indication sur ce point. Nous ne pouvons que regretter cette lacune.

On doit étudier maintenant le problème suivant : quelle est la valeur morphologique de la linea ventralis des Protoures? PRELL le premier a essayé d'apporter une réponse à cette question, suivi par TUXEN (1931) et DENIS (1928, 1949), Malheureusement, toutes leurs interprétations, utilisant les descriptions inexactes de BERLESE et l'affirmation de PRELL selon laquelle il existait un sclérite gulaire, doivent être modifiées, car elles reposent sur des bases anatomiques fausses.

Nous avions précédemment émis l'bypotbèse que la membrane entre les marges ventrales des plis oraux pouvait appartenir en partie au domaine protboracique. Lorsque nous étudierons les muscles céphalo thoraciques nous admettrons que la limite prothoraco-labiale ventrale passe sensiblement au milieu du collum ventral, et force nous est d'écrire que la linea chez les Protoures appartient au métamère labial. Lorsque nous aborderons l'étude du labium, nous tendrons à admettre que toute la partie appendiculaire a été déplacée vers l'avant, et que les plis oraux ventraux, s'ils appartiennent bien au métamère labial, ne peuvent être rapportés à une partie sternale ou subcoxale. Il reste l'étroite bande membraneuse comprise entre les plis oraux. Nous ne la rapporterons pas au sternite labial, qui pour nous se retrouve dans une partie des fulturae. Nous n'avons pas encore résolu le problème. Tournons-nous alors vers les Collemboles. Nous n'avons pas l'intention de traiter en détail le problème de l'appartenance de la face ventrale de la tête des Collemboles, cela sortirait de notre sujet. Disons que les données anatomiques et embryologiques sont encore

Source : MNHN, Paris

contradictoires, et que nous ne pouvons actuellement trancher, si la région gulaire portant la linea des Collemboles est formée par fusion des plis oraux labiaux (HOFFMANN 1911) ou bien résulte de l'union des plis oraux avec un sternite labial (BRUCKMOSER 1965). Dans l'hypothèse de BRUCKMOSER, on doit admettre une dissociation du sternite labial en deux parties, l'une dans les fulturae, l'autre sur la face ventrale labiale. DENIS (1949) reconnaît la valeur morphologique problématique de la linea.

Si l'on envisage le point de vue physiologique, on se demandera pourquoi une sorte de canal extérieur est apparu au service de la glande labiale. On peut envisager qu'il est lié à l'ouverture ventrale externe du canal évacuateur, et non plus cibariale. On sait que chez les Collemboles (FERNALD 1890, WILLEM et SABRE 1897), les Diploures (GRASSI 1886, NASSONOW 1887), les larves de Planipennes (ROUSSET 1966), des glandes appartenant au métamère labial débouchent sur la face ventrale et non dans le salivarium. Ce serait également le cas des larves de Mécoptères (BIERBRODT 1942). Or, seuls les Collemboles et les Protoures possèdent une linea. On peut également admettre que la linea est en relation avec le mode d'alimentation. Grâce à STURM (1959), nous savons que les Protoures sont fungivores; ils perforent les myceliums avec les pièces buccales. Chez *Acerentomon*, où les pièces buccales sont styliformes, le canal de la linea est particulièrement bien endigué; par contre chez *Eosentomon* l'unique carène médiane proximale peut laisser subsister quelque doute sur le rôle de conduction des sécrétions labiales. On sait que les gnathes de ce Protoure sont beaucoup moins aiguës que celles d'*Acerentomon*, l'apex des mandibules et maxilles portant des denticulations et des pectines rappelant un type broyeur. On peut toutefois objecter que les Collemboles à pièces buccales de type broyeur possèdent une linea bien endiguée, tels que le genre *Tomocerus* étudié par HOFFMANN. Cela n'explique pas pourquoi, si chez les Collemboles on admet un rôle de conduction vers le tube ventral, chez les Protoures la linea disparaît sur la membrane collaire au lieu de se prolonger jusqu'à la base des premiers appendices abdominaux.

Nous avons dans le chapitre précédent parlé des plis oraux et de leur formation; ne serait-il pas possible de relier l'apparition de la linea ventralis avec la fermeture ventrale de la capsule céphalique, fermeture réalisée par l'extension et la jonction des plis oraux? Nous ferons remarquer que chez les Diploures la face ventrale est entièrement occupée par le labium, et il n'existe pas de linea. Par contre chez les Protoures et les Collemboles la linea est présente. Pour nous les sternites sont représentés dans les fulturae, en ce qui concerne les domaines maxillaires et labiaux, et nous tendons à considérer la face ventrale des Collemboles comme résultant de la fusion des replis tergaux, contrairement à l'opinion de BRUCKMOSER. Si nous admettons pour l'instant que chez les Protoures, la linea, indiquant la ligne de jonction des plis oraux labiaux, doit être portée par un domaine tergal, nous admettrons au compte des difficultés l'extension de cette même linea chez les Collemboles sur les sternites thoraciques et abdominaux d'une part, et d'autre part nous avouons notre ignorance pour expliquer pourquoi une partie de la sécrétion labiale s'écoule vers l'arrière, alors qu'on s'attendrait à la voir s'écouler entre les coxae labiaux vers l'avant. L'hypothèse de DENIS (1928), pour qui la linea chez les Collemboles pourrait représenter un vestige de la partie centrale impaire du sternite primitif n'est pas à négliger si l'on veut tenir compte de l'extension de la linea sur les sternites ventraux chez les Collemboles.

En retenant provisoirement l'hypothèse d'une linea subsistant en tant que témoin de la jonction ventrale des plis oraux, nous estimons nécessaire d'attendre une étude embryologique de la tête des Protoures, avant de prendre parti pour une opinion, et nous attendons une étude de l'anatomie comparée et du rôle physiologique des linea ventralis à la fois chez les Collemboles et les Protoures.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

LES FORMATIONS ENDOSQUELETTIQUES CÉPHALIQUES

Sous le nom d'endosquelette céphalique on décrira deux formations : le fulcro-endosternum, et les apodèmes sagittaux et postoccipitaux.

I. LE FULCRO-ENDOSTERNUM

1. *Eosentomon transistorium* (fig. 9, 11, 12, 17).

Les Protoures possèdent une formation endosquelettique en forme d'X, le « tentorium » des premiers auteurs, occupant sensiblement le milieu de la cavité générale céphalique. Chez *Eosentomon*, cet endosquelette a été observé par BERLESE, PRELL, et plus récemment par TUXEN (1952, 1964) et NOSEK (1961). PRELL a donné la meilleure description que nous possédions jusqu'ici du « tentorium » d'*Eosentomon*. Certains points importants ayant échappé aux investigations de ces chercheurs, il nous a paru nécessaire de redonner une description de cet endosquelette. Nous négligerons les données erronées de SCHEPOTIEFF (1911).

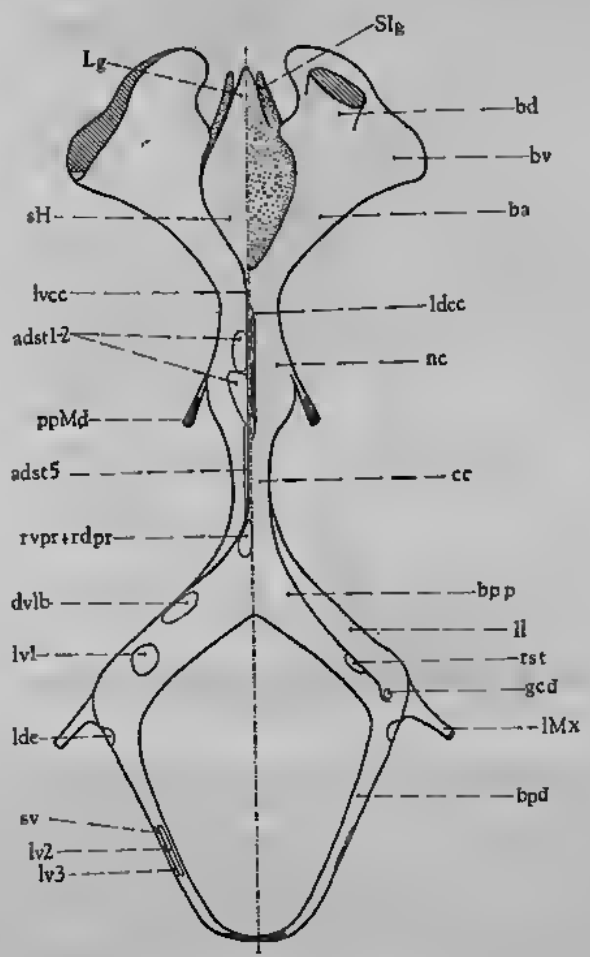

FIG. 11. — *Eosentomon* : fulcro-endosternum, vue ventrale à gauche, vue dorsale à droite

Source : MNHN, Paris

A la suite de PRELL nous diviserons cet endosquelette en trois parties, à savoir successivement d'avant en arrière : bras antérieurs, corps central, et bras postérieurs. Il s'agit, précisons-nous, d'une subdivision anatomique commode, mais qui ne coïncidera pas avec les divisions morphologiques que nous introduirons lors de l'interprétation de cet endosquelette.

a. Bras antérieurs (ba) (fig. 11, 12).

Ils forment une paire de bras divergents issus du corps central, et allant se souder étroitement à la paroi épicrâniale. Ce sont les branches tentoriales antérieures de BERLESE, les bras antérieurs de PRELL, les bras distaux du fulcre de TUXEN (1964). De section triangulaire au niveau de leur point de jonction avec le corps central (fig. 9 *d*), les bras antérieurs s'aplatissent distalement et s'élargissent en lame horizontale (fig. 9 *b-c* et 11). L'union des bras antérieurs avec l'épicranium (fig. 9*a*) se fait sans qu'il soit possible de distinguer une invagination cuticulaire ou un ligament.

D'une part la jonction se fait avec le sclérite latéral épipharyngien [slE], (fig. 9*a*) sur sa marge médiane. Cette portion des bras antérieurs constitue le bras antérieur ventral [bv], (fig. 9*a*, 11, 12); il correspond aux branches latérales hypopharyngiennes et clypéo-ventrales de PRELL, aux branches tentorio-mandibulaires de BERLESE. D'autre part les bras antérieurs envoient vers le haut, en arrière de la suture clypéo-labrale, une ramification dorsale, le bras antérieur dorsal [bd], (fig. 9*a*, 11, 12). Il a été décrit par PRELL sous le

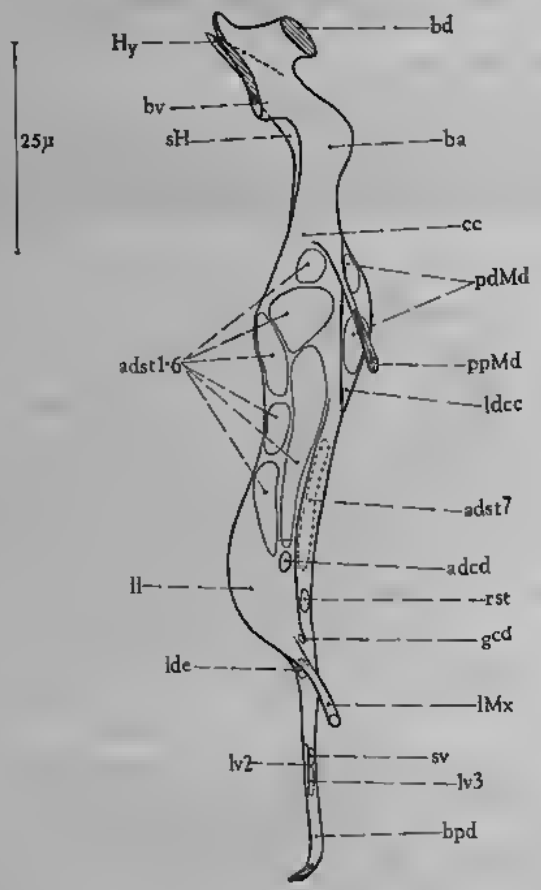

FIG. 12. — *Eosentomon* : fulcro-endosternum, vue latérale

nom de branche dorsale clypéale, par BERLESE sous le nom de branche longitudinale tentoriale, Entre les insertions de ces bras antérieurs dorsaux s'étend un apodème interne transverse arqué vers l'avant (fig. 9*a*). Il forme l'apodème clypéo-labral transverse de PRELL, l'apodème clypéo-frontal de BERLESE et DENIS (1949), l'apodème clypéal de TUXEN (1954). Cette formation ne coïncide pas en fait avec les sutures clypéo-labrales et clypéales, ni avec la limite (virtuelle) clypéo-frontale. Elle est placée d'autre part en avant de l'origine des dilatateurs cibariaux les plus antérieurs. Elle correspond à un épaississement endocuticulaire, et non à une invagination interne de la paroi clypéale. En raison de sa position, à la suite de TUXEN, nous l'appellerons apodème clypéal [aCl], (fig. 9*a*, 32).

On soulignera que l'ensemble des bras antérieurs et des ramifications sont pleins, dépourvus de toute cavité, à la différence d'un tentorium de Ptérygote ou de Thysanoure, et qu'il n'existe pas de pretentorinae. Ce détail est fort important pour l'interprétation de cette pièce endosquelettique céphalique.

Source : MNHN, Paris

b. Corps central [c.c.], (fig. 11, 12, 9 *c-f*).

Il correspond au corps du tentorium de PRELL, au « tratto impare » de BERLESE. Les coupes transverses de la figure 9 rendent compte de sa forme complexe. Au niveau de sa jonction avec les bras antérieurs, le corps central prend la forme d'un V (fig. 9*f* : cc). Plus en avant, (fig. 9*c-d*), sa face ventrale donne deux lames sclérifiées, formant le sclérite hypopharyngien [sH], (fig. 9*c*, 11, 12), appelé branche hypopharyngienne par PRELL. En arrière de ce sclérite [sH], le corps central s'étire vers le bas, donnant une lame verticale sagittale centrale [lvcc], (fig. 9*f*, 11, 12), correspondant à la carène longitudinale de BERLESE, à la membrane ventrale du corps central de PRELL. Les bras dorsaux de l'Y ainsi formé (fig. 9e, 9*f*) se raccourcissent (fig. 9e) et fusionnent. A ce niveau, il apparaît une lame dorsale sagittale [ldcc], (fig. 9*f*, 11), plus courte et moins haute que la précédente. Dans son tiers antérieur, le corps central s'élargit, formant ce que PRELL a appelé le nodule du corps central [ncc], (fig. 11). Dans son tiers postérieur, le corps central prend, en coupe transverse, l'aspect d'un Y renversé, par division de la lame ventrale en deux lames divergentes, les lames latérales [ll] (fig. 9*g*, 11, 12). Elles prennent leur plus grande extension au niveau de leur union avec les bras postérieurs.

c. Bras postérieurs [bp], (fig. 9, 11, 12, 17).

Le système des bras postérieurs des *Eosentomon* forme un losange. On distinguera une partie divergente, les bras postérieurs proximaux [bpp], (fig. 11, 12), et une partie convergente, les bras postérieurs distaux [bpd], (fig. 11, 12, 17). La limite entre les parties proximales et distales est soulignée par l'insertion du ligament maxillaire [lMx], (fig. 11) et la glène articulaire du cardo [gcd], (fig. 11).

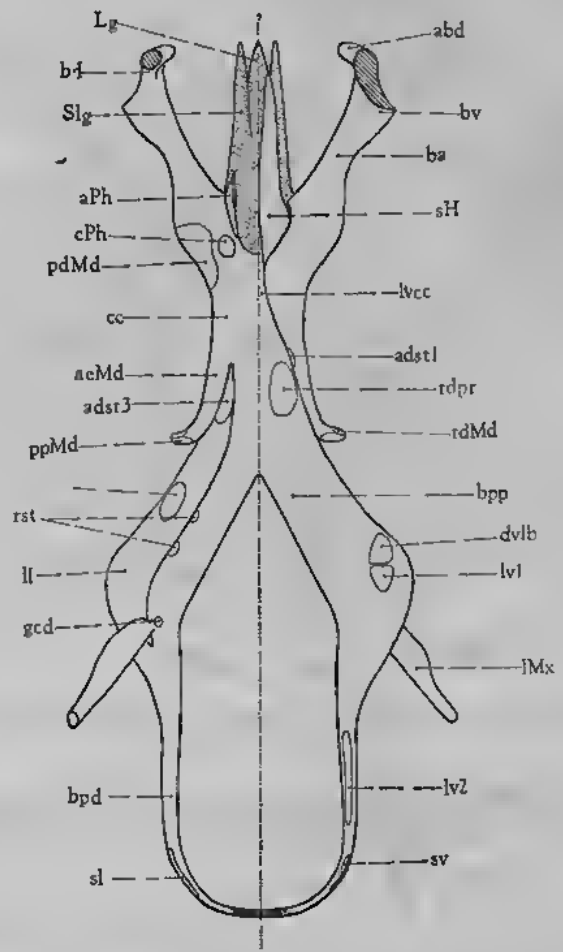

FIG. 13. — *Acerentomon* : fulcro-endosternum, vue dorsale à gauche, vue ventrale à droite

La partie basale [bpp], (fig. 11) est constituée par une lame arquée vers le bas (fig. 9*g*, 9*h*), résultant de la fusion des bras postérieurs avec leur prolongement ventral, la lame latérale. Cet ensemble a été nommé bras postérieurs et membranes latérales par PRELL, branche postérieure tentoriale par BERLESE, bras proximaux du fulcre par TUXEN.

La partie terminale [bpd], (fig. 11, 12, 17) se compose de deux bras cylindriques pleins convergents. Après avoir décrit un coude vers le bas et l'intérieur, ces bras deviennent tendineux et s'unissent entre eux par l'intermédiaire d'une lame sagittale verticale. L'ensemble des bras distaux forme la branche labiale de PRELL, la branche tentoriale paire labiale de BERLESE. L'extrémité tendineuse des bras postérieurs, colorée par le vert lumière, n'avait jamais été observée jusqu'ici chez *Eosentomon*, même pas par BERLESE,

Source : MNHN, Paris

et à fortiori par les auteurs utilisant des milieux de montage contenant de la potasse ou de l'acide lactique, qui dissolvent les portions ligamentaires des bras postérieurs. Ajoutons que, chez les Protoures placés dans de tels milieux de montage, les bras postérieurs perdant leur liaison terminale tendent à s'écarter l'un de l'autre et à devenir parallèles.

Nous confirmons l'observation de PRELL selon laquelle il n'existe pas chez *Eosentomon* de liaison chitineuse ou tendineuse entre les bras postérieurs et la face ventrale épicrâniale ou collaire. Les metatentorinae sont absents, ainsi que tout ce qui pourrait ressembler à des pieds ventraux tentoriaux, tels que ceux trouvés chez les Collemboles (DENIS 1928) et le Diploure *Campodea* (MANTON 1964).

Les rapports entre l'endosquelette et les cavités céphaliques : chez *Eosentomon* la poche gnathale maxillo-mandibulaire est limitée dorsalement par l'extrémité ventrale du corps central (fig. 9*c*). Plus en arrière, la paroi dorsale de la poche gnathale maxillaire est constituée par l'extrémité de la lame ventrale (fig. 9*f*), ensuite par la marge des lames latérales (fig. 9*g*). Les bras postérieurs distaux et les bras antérieurs (fig. 9*a-c*) traversent la cavité générale sans servir de paroi aux poches gnathales ou à l'atrium buccal, en quelque point que ce soit.

Nous savons depuis le travail de BERLESE que le ligament maxillaire (branche maxillaire tentoriale de PRELL) s'insère sur les bras postérieurs, au niveau de l'articulation cardinale et en dessous de cette articulation, d'une façon très étroite. Le ligament paraît faire partie intégrante de l'endosquelette. Aucun tendon, aucune articulation ou syndèse ne sépare le ligament du bras postérieur.

Une étude histochimique de cet endosquelette n'a pas été entreprise. Nous indiquerons seulement, à la suite de PRELL et TUXEN, que cet endosquelette résiste à l'action des alcalis (même à chaud) et de l'acide lactique chaud. Seuls sont attaqués par les réactifs mentionnés ci-dessus l'extrémité des bras postérieurs, comme il a été indiqué plus haut.

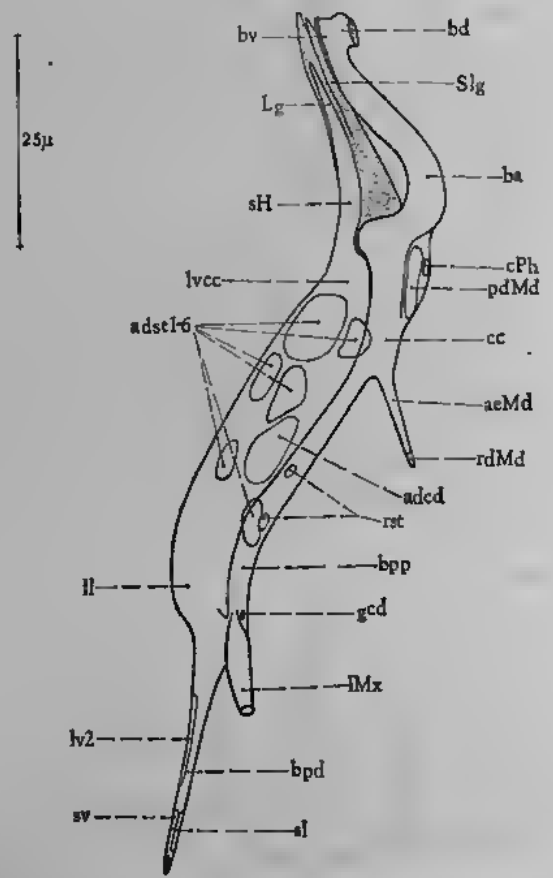

FIG. 14. — *Acerentomon* : fulcro-endosternum, vue latérale

d. Musculature.

Cet endosquelette reçoit les insertions et origines d'un certain nombre de muscles et tendons. Nous distinguerons les muscles stomodéaux, appendiculaires, et les muscles relevant des domaines occipito-postoccipitaux et thoraciques.

Muscles stomodéaux : un seul muscle stomodéal, le dilatateur ventral du cibarium [dvc] qui possède une origine très postérieure, sur le plexus céphalique (fig. 17) : [dvc]. On reparlera de ce muscle dans le chapitre consacré au stomodéum.

Source : MNHN, Paris

Muscles appendiculaires : l'endosquelette céphalique reçoit les origines d'un certain nombre de muscles appendiculaires, sauf ceux des antennes absentes chez les Protoures. Ces muscles seront décrits en détail dans les chapitres consacrés aux pièces gnathales. En gros, on trouve dorsalement les muscles mandibulaires, latéralement les muscles maxillaires, et sur la surface ventrale les attaches des muscles labiaux. La lame dorsale sagittale est occupée par le muscle protracteur distal de la mandibule [pdMd]. Par l'intermédiaire d'un tendon prenant son origine sur la face latéro-antérieure du corps central, en avant du nodule, se placent les origines des muscles protracteurs proximaux [ppMd] et rétracteurs distaux mandibulaires [rdMd]. Ce tendon a été appelé apodème tentorial dorsal par Berlese, branche tentorio-frontale par Prell. La lame ventrale et les lames latérales reçoivent les origines des muscles adducteurs stipitaux [adst] et cardinaux [adcd] maxillaires. Sur la marge dorsale du bras postérieur proximal se place l'origine du muscle rétracteur stipital [rst]. On a indiqué l'origine du ligament maxillaire (fig. 9*h*, 11, 12).

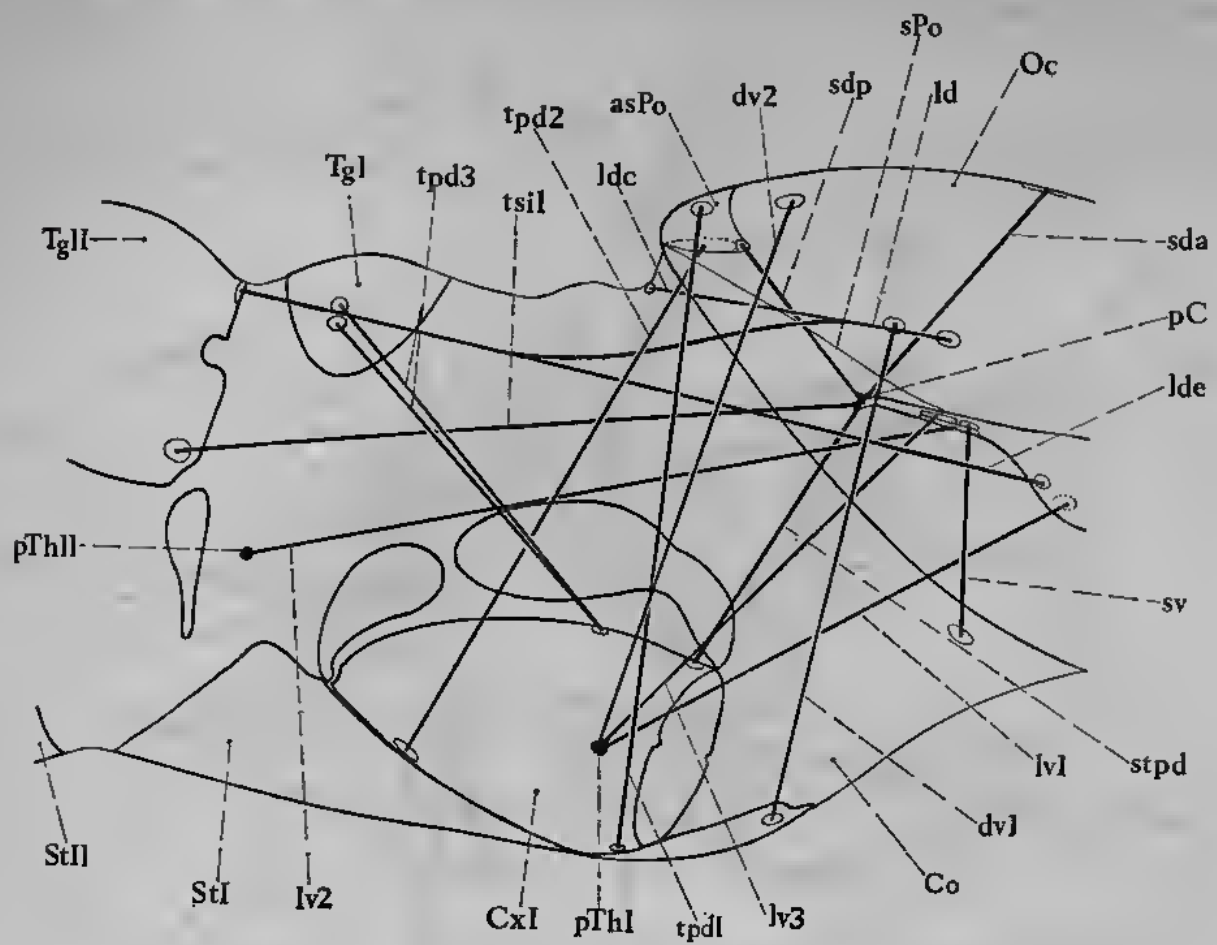

Fig. 15. — *Eosentomon* : musculature céphalothoracique, vue latérale

Sur la face ventrale des lames latérales se rendent trois muscles labiaux; les deux premiers sont fixés à l'endosquelette par l'intermédiaire d'un tendon commun : les rétracteurs prémentsux [rdpr] et [rvpr], (fig. 11, 48*a*), et le muscle dorso-ventral [dvlb], (fig. 11, 48*a*).

Muscles céphalo-thoraciques et collaires :

Chez les Protoures, comme chez les Pauropodes étudiés par Tiegs (1947) on rencontre dans le thorax des dispositifs musculaires complexes, formés par la réunion de diverses fibres musculaires anastomosées entre elles et détachées des parois ou des apodèmes : les plexus musculaires. Nous ajouterons que Berlese, le seul auteur qui ait étudié en détail la musculature thoracique des Protoures, n'indique pas toujours avec la précision que nous aurions souhaitée l'origine ou l'insertion des muscles. On ne devra pas s'étonner si une certaine incertitude règne dans les correspondances entre les faisceaux décrits par Berlese et ceux que nous avons observés. Chez *Eosentomon*, sur les bras postérieurs se fixent successivement d'avant en arrière :

— longitudinal ventral 1 [lvl], (fig. 15, 17), allant du plexus prothoracique pair [pThI], (fig. 15) à la face ventrale des bras postérieurs proximaux, entre le ligament maxillaire et le muscle labial [dvlb]. Il correspond à la branche du muscle [il8] (ventral intersegmentaire long 8) de Berlese;

Source : MNHN, Paris

— branche endosternale du muscle longitudinal dorsal intersegmentaire [lde], (fig. 15, 17), allant prendre son origine sur les bras distaux, en arrière du ligament maxillaire. Le muscle [lde] se fusionne en arrière avec le muscle longitudinal [ld], (fig. 15). Ce muscle correspond peut-être au muscle noté [ts3] par BERLESE;

— suspenseur ventral [sv], (fig. 15, 17), formé par un faisceau de deux muscles grêles allant de la face ventrale des bras postérieurs à la membrane collaire ventrale. BERLESE n'indique pas dans la « Monografia » la présence de muscles collaires chez les Protoures;

— longitudinal ventral intersegmentaire [lv2], originaire de la face ventrale des bras postérieurs distaux, et se rendant au plexus mésothoracique pair [pThII], (fig. 15). BERLESE le nomme faisceau 2 du [il8];

— longitndinal ventral 3 [lv3], (fig. 15, 17) originaire des bras postérieurs distaux, en arrière des [svp], et allant au plexus prothoracique pair [pThI], (fig. 15);

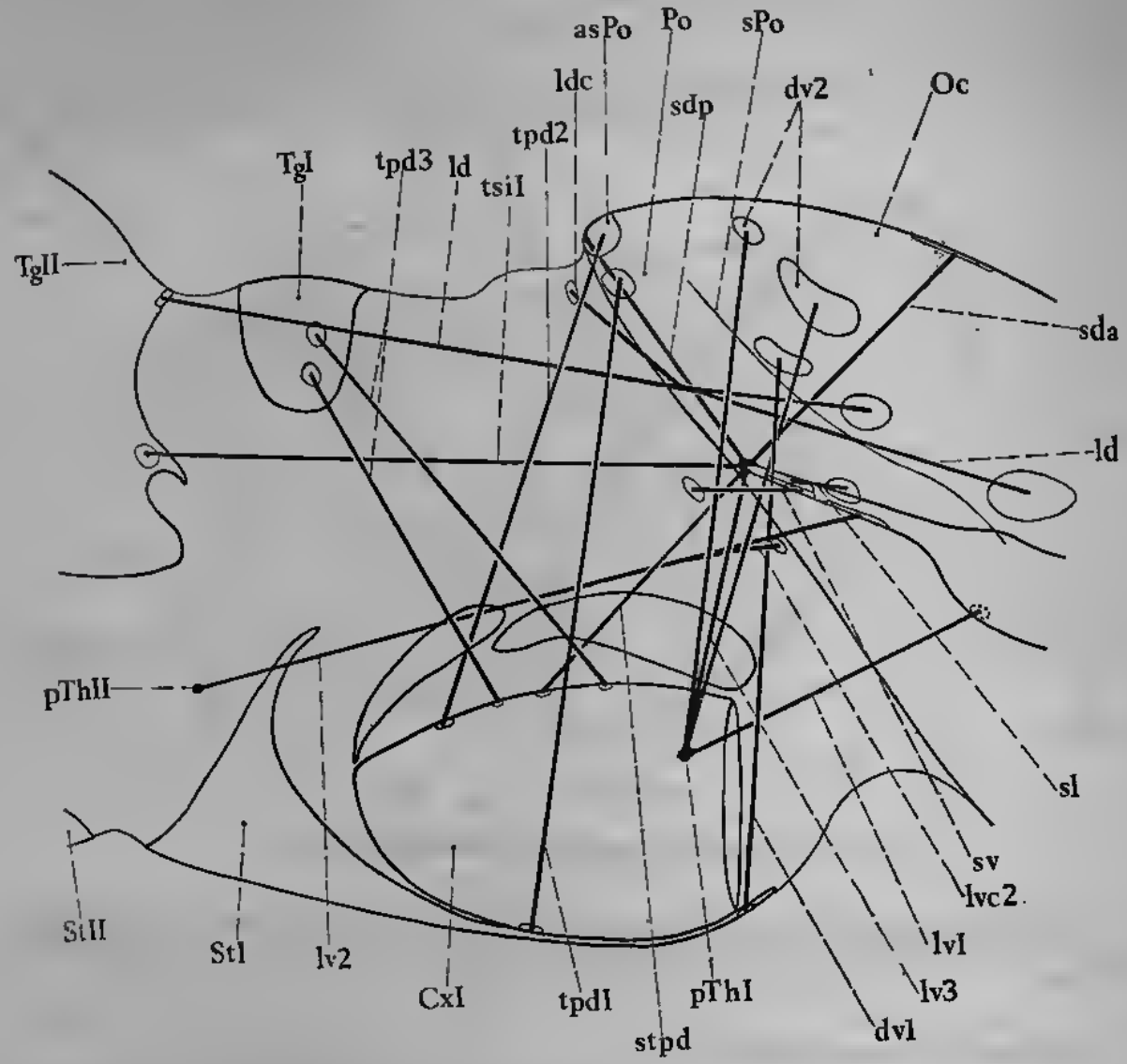

FIG. 16. — *Acerentomon* : musculature céphalothoracique, vue latérale

Plexus céphalique [pC], (fig. 17).

On a indiqué la présence d'une lame tendineuse reliant l'extrémité des bras postérieurs. Sur cette lame vont converger cinq faisceaux musculaires, formant le plexus céphalique musculaire impair [pC], (fig. 15, 17). Ces muscles sont :

— suspenseur dorsal antérieur [sda] : une paire de muscles plats, en éventail, s'insérant par un large tendon commun laminaire au sommet de l'épicranium, dans son plan sagittal;

Source : MNHN, Paris

— suspenseur dorsal postérieur [sdp] : allant de la face ventrale de l'apodème sagittal postoccipital au plexus;

— tergo-spinal intersegmentaire thoracique [tsil] : allant du plexus aux marges latérales antérieures du mésonotum. Il correspond au dorso-ventral intersegmentaire long [ilo3] de Berlese;

— sterno-pédieux [stpd] : allant s'insérer sur la marge supérieure du coxa protboracique. Il a été vu par Berlese sous le nom de dorso-ventral céphalique [dvc]. Il s'insère sur le plexus au-dessous de [tsil];

— dilatateur ventral du cibarium [dvc], inséré sur la lame sagittale en avant du muscle [tsil].

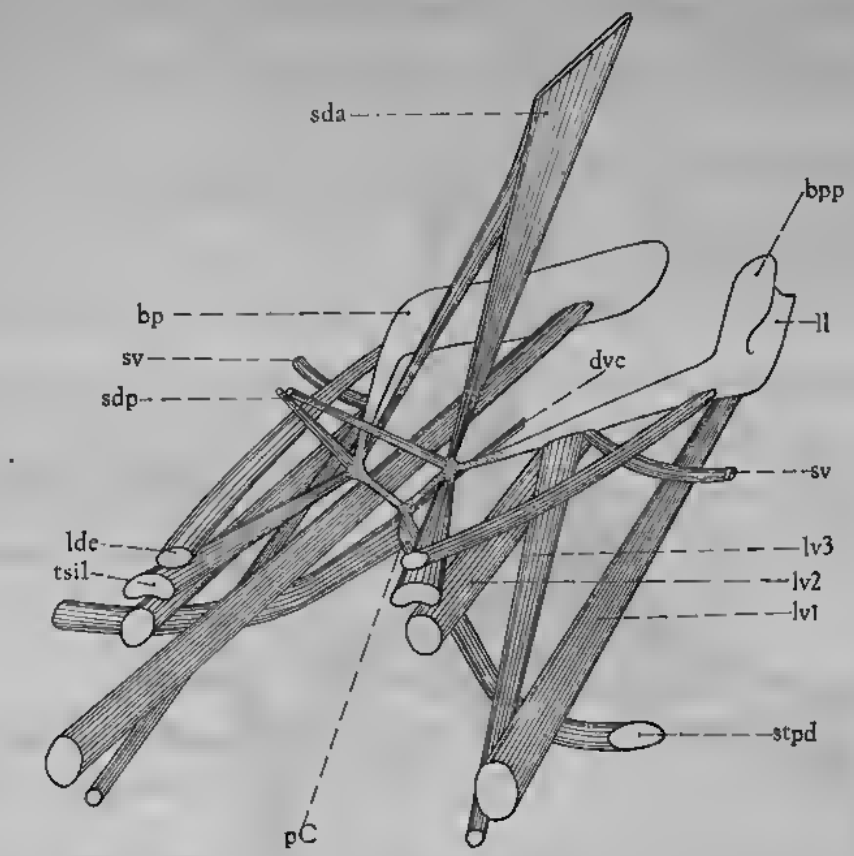

Fig. 17. — *Eosentomon :* plexus céphalique, vue postérieure

2. Acerentomon affine (fig. 13, 14, 16, 18).

On trouvera dans les travaux de Silvestri, Berlese, Tuxen (1952, 1959, 1963*b*, 1964) et François (1959) des figures de l'endosquelette d'*Acerentomon*, qui a été plus étudié que celui du genre *Eosentomon*. On le décrira plus brièvement, en insistant sur les différences entre les deux genres.

a. Bras antérieurs : [bs], (fig. 13, 14).

Les rapports entre bras antérieurs et les parois clypéales et épipharyngiennes sont les mêmes que chez *Eosentomon*. On retiendra comme différence : les surfaces d'insertion sur l'endocuticule moins larges, l'aspect plus massif des bras antérieurs, leur section circulaire. Contrairement à ce que nous avions décrit en 1959, il n'existe pas de branche médiane prolongée par un tendon, mais tout au plus une apopbyse interne du bras dorsal [abd], (fig. 13), observée par Berlese, dont le rôle nous échappe.

b Corps central : [cc], (fig. 13, 14).

La lame verticale sagittale [lvcc], (fig. 14) devient importante. Au-dessous de l'insertion des bras antérieurs se forment les lames du sclérite bypopharyngien [sH], (fig. 13, 14). Les différences sont, d'une part, l'absence de nodule central, d'autre part, la présence de deux bras chitineux cylindriques divergents dorso-latéraux et devenant tendineux à leur apex. Ils sont connus sous le nom d'apodème tentorio-frontal (Berlese), bras dorsaux (Tuxen), apodèmes des suspenseurs tentoriaux (François). Il s'agit des apodèmes endosternaux mandibulaires [aeMd], (fig. 13, 14).

Source : MNHN, Paris

On renverra le lecteur au chapitre consacré au stomodeum pour tout ce qui concerne les suspenseurs pharyngiens (apodèmes tentorio-pharyngiens de BERLESE) insérés sur le corps central.

c. Bras postérieurs.

On les divisera, comme chez *Eosentomon*, en bras postérieurs proximaux [bpp], (fig. 13) et bras postérieurs distaux [bpd], (fig. 13, 18). Les lames latérales [ll], (fig. 13, 14, 18) prennent un grand développement et s'étendent fort loin vers l'avant (fig. 13). On a décrit dans un précédent travail (1959) comment se formait la cavité des bras postérieurs des *Acerentomon*. Cette cavité communique avec la cavité générale et non avec le milieu extérieur par l'intermédiaire de metatentorinae. Comme chez *Eosentomon* les bras postérieurs se terminent par des tendons se fixant sur le plexus céphalique [pC], (fig. 18).

Les rapports avec les poches gnathales, la cavité atriale, et le ligament maxillaire sont identiques à ceux d'*Eosentomon*.

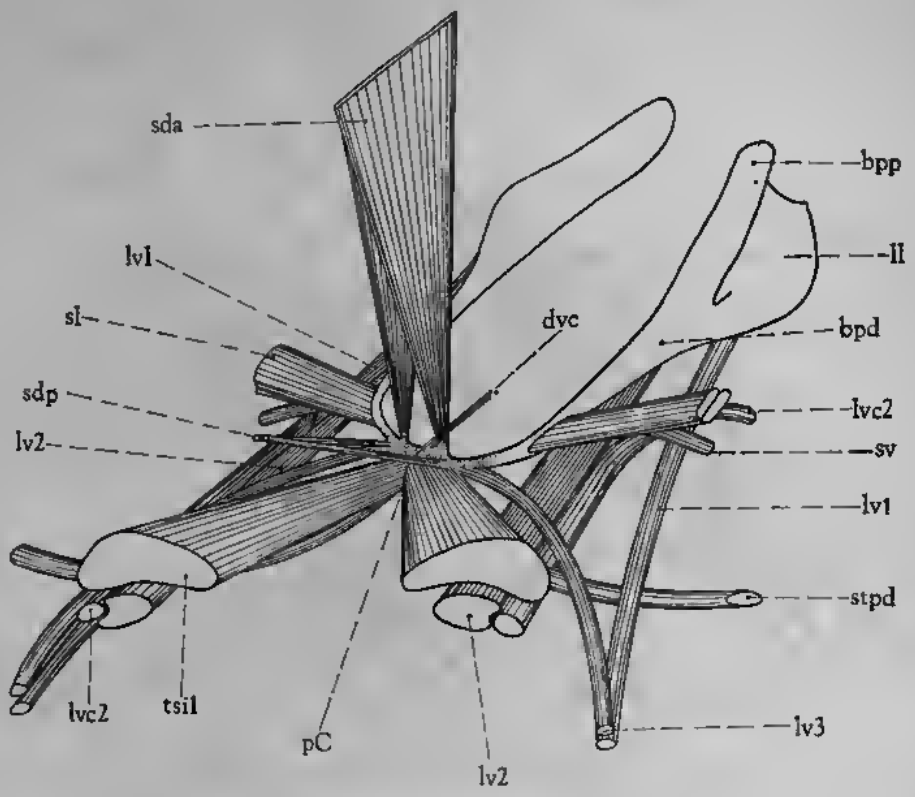

FIG. 18. — *Acerentomon* : plexus céphalique, vue postérieure

d. Musculature.

La disposition des insertions musculaires est proche de celle d'*Eosentomon*. Nous rencontrons d'avant en arrière :

Muscles stomodéaux :

— muscle constricteur ventral pharyngien [cPh], (fig. 13), originaire de la base des bras antérieurs, sur leur face dorsale;
— dilatateur ventral du cibarium [dvc], (fig. 18), originaire du plexus céphalique impair.

Muscles appendiculaires :

La disposition générale est la même que chez *Eosentomon*. Sur la face dorsale des bras antérieurs se place l'origine du protracteur distal mandibulaire [pdMd], (fig. 13, 14), et sur l'apodème endosternal, les origines des muscles protracteurs proximaux et rétracteurs distaux [ppMd] et [rdMd], (fig. 13). Le muscle tentorio-frontal de BERLESE n'existe pas.

On rencontre ensuite les origines des muscles maxillaires adducteurs stipitaux [adst], (fig. 14), cardinaux [adcd], (fig. 14) sur la lame sagittale ventrale, ainsi que l'origine des rétracteurs stipitaux [rst], (fig. 14) sur le rebord dorsal des bras proximaux.

Sur la face ventrale des lames latérales se placent les origines de deux muscles labiaux : le rétracteur du prementum [rdpr], (fig. 13) très antérieur, et le dorso-ventral [dvlb], (fig. 13).

Source : MNHN, Paris

Muscles céphalo-thoraciques et collaires :

On rencontre d'avant en arrière :

— longitudinal ventral 1 [lv1], (fig. 13, 16, 18) de la face ventrale des lames latérales au plexus prothoracique pair [pThI], (fig. 16). Il correspond en partie au muscle [il8] de BERLESE;

— longitudinal ventral 2 [lv2], (fig. 13, 16, 18), de la face ventrale des bras postérieurs distaux au plexus mésothoracique [pThII], (fig. 16). Avant de se fixer sur les bras postérieurs, il s'en détache un faisceau à la membrane collaire latérale [lvc2], (fig. 16, 18). Le muscle [lv2] correspond en partie au [il8] de BERLESE, et au [lvi] de FRANÇOIS;

— suspenseur ventral [sv], (fig. 16, 18), inséré sur la face latérale des bras postérieurs, en arrière du [lvc2], et allant à la membrane collaire latéro-ventrale;

— suspenseur latéral [sl], (fig. 16, 18), inséré sur les bras postérieurs au-dessus du [svp]. Il s'agit d'un faisceau de deux muscles accolés se rendant à la paroi céphalique postoccipitale latérale. C'est le dorso-ventral céphalique [dvc1], de BERLESE, le suspenseur latéral [slt] de FRANÇOIS.

Plexus céphalique : comme chez *Eosentomon*, il existe un plexus céphalique impair [pC], (fig. 18), à l'extrémité des bras postérieurs. On y trouvera les muscles suivants (fig. 16 et 18) :

— suspenseur dorsal antérieur [sda], provenant comme chez *Eosentomon* de la paroi dorsale céphalique et ayant le même aspect en éventail. C'est le dorso-sternal céphalique [dsc1 et dsc2] de BERLESE, le suspenseur dorsal [spt] de FRANÇOIS;

— suspenseur dorsal postérieur [sdp], muscle très fin, s'insérant por l'intermédiaire d'un long tendon sur le plexus, et se rendant sur le postocciput, à son extrémité postérieure et dans le plan sagittal. Il a passé jusqu'ici inaperçu en raison de son faible diamètre;

— tergo-spinal intersegmentaire I [tsiI], allant de la lame sagittale du plexus aux marges latérales du mésonotum. C'est un muscle très puissant, correspondant au muscle [ilo3] de BERLESE;

— longitudinal ventral 3 [lv3], allant au plexus mésothoracique pair [pThII]. Il correspond au muscle intersegmentaire ventral long droit [il8] de BERLESE, au tergo-spinal 1 [tsiI] de FRANÇOIS;

— sterno-pédieux [stpd] allant de la marge dorsale du coxa prothoracique à la face ventrale du plexus. C'est le muscle [stc] de FRANÇOIS, que BERLESE n'a pas observé;

— dilatateur ventral du cibarium [dvc], comme chez *Eosentomon*.

II. LA RÉGION POSTOCCIPITALE ET COLLAIRE

1. Eosentomon transitorium (fig. 15, 16).

Les formations endosquelettiques comprenant les apodèmes postoccipitaux et sagittaux seront étudiées en même temps que la région collaire. Ce territoire forme une unité anatomique et morphologique difficilement dissociable chez les Protoures.

a. Apodème postoccipital.

Chez *Eosentomon*, il existe, correspondant à la suture postoccipitale, un apodème interne transverse, formant à l'intérieur de la cavité générale occipitale une crête peu marquée, qui s'efface distalement au niveau du pseudoculus. Cet apodème postoccipital [aPo], (fig. 9*h*) rejoint en arrière la marge épicrâniale du foramen occipital, formant dans le plan sagittal cette marge même.

b. Apodème sagittal.

Médialement, la région postoccipitale possède un apodème sagittal postoccipital [asPo], (fig. 15) chitineux, la carène sagittale dorsale de BERLESE, le processus endosquelettique de la suture en Y de PRELL. Cet apodème sagittal en arrière se fusionne avec l'apodème postoccipital. En avant, sa marge ventrale s'étale en deux courtes lames obliques donnant à cet apodème, en coupe, la forme d'un Y renversé. En vue dorsale, cet ensemble donne l'illusion d'une suture en Y, lorsqu'on examine une tête d'*Eosentomon* traitée par la potasse.

On retiendra un fait particulier : aucun muscle ne s'insère sur l'apodème postoccipital, alors qu'on s'attendrait à y trouver des attaches de muscles longitudinaux thoraciques. Même l'origine du ligament maxillaire se place au-dessus de cet apodème, et non sur la marge ventrale du foramen occipital comme l'a soutenu PRELL.

c. Collum.

Le collum d'*Eosentomon* est entièrement membraneux (FRANÇOIS 1964), dépourvu de sclérites collaires. Nous avons soigneusement examiné cette région collaire et, contrairement à TUXEN (1964) qui soutient y avoir noté des sclérites cervicaux, nous affirmons qu'il n'en est rien. Par suite du grand développement des surfaces membrancuses, lorsque l'animal est contracté, la région postoccipitale arrive à passer au-dessus du pronotum, tandis que les coxae prothoraciques et le sternite s'avancent loin en avant sous la capsule crânienne.

Source : MNHN, Paris

d. Musculature.

Les régions occipitales et postoccipitales reçoivent principalement des muscles que nous rattacherons ultérieurement au domaine thoracique. Nous rencontrons (fig. 16 et 18) :

— muscle longitudinal dorsal [ld] : ce muscle très long va s'attacher, d'une part, sur la paroi latérale occipitale, au-dessus du ligament maxillaire, d'autre part, sur le phragme mésothoracique. Il a été vu par BERLESE, c'est son dorso-ventral long [dsl]. Il envoie, d'une part, un faisceau dorsal à la membrane collaire dorsale [ldc], d'autre part, un faisceau ventral [lde] aux bras postérieurs du fulcro-endosternum;

— dorso-ventraux céphalique 1 et 2 [dv1 et dv2] : nous mettrons au compte des muscles dorso-ventraux céphaliques deux muscles allant de la paroi occipitale latérale au sternite prothoracique d'une part [dv1], et au plexus prothoracique pair d'autre part [dv2]. Le [dv1] correspond au muscle [ds] de BERLESE, et le [dv2] au [dsc1] du même auteur;

— suspenseur dorsal postérieur [sdp] : on a déjà décrit ce muscle à propos du plexus céphalique;

— muscles appendiculaires : on mettra au compte des muscles tergo-appendiculaires deux muscles, les tergo-pédieux 1 et 2 [tpd1 et 2] prenant leur insertion sur la marge du coxa prothoracique.

Le premier [tpd1] va se fixer de chaque côté de l'apodème sagittal sur la paroi postoccipitale. Le second [tpd2] est originaire de la face ventrale de l'apodème sagittal postoccipital. Le premier de ces muscles a été appelé dorso-ventral intersegmentaire long [dsl], et le second muscle oblique dorso-ventral céphalique par BERLESE.

Enfin le fléchisseur crânien de la lacinia [fcla] est originaire de la paroi postoccipitale. Il s'insère dorsalement entre l'apodème postoccipital et le muscle [tpd1].

2. *Acerentomon affine* (fig. 16, 18).

a. Apodèmes.

Si une suture postoccipitale existe chez *Acerentomon*, intérieurement l'apodème postoccipital a disparu. L'apodème sagittal postoccipital [asPo], (fig. 16) est présent, mais réduit à une lame sagittale tendineuse, et non plus sclérifiée. La position des insertions musculaires et celle du ligament maxillaire permet d'affirmer que la suture rencontrée sur l'épicranium des *Acerentomon* est bien équivalente à la suture postoccipitale des *Eosentomon*, où une crête interne est présente.

b. Collum.

Comme chez *Eosentomon*, le collum est dépourvu de sclérites (FRANÇOIS 1959, 1964; TUXEN 1964).

c. Musculature : (fig. 16, 18).

Elle rappelle celle d'*Eosentomon*. On trouvera :

— muscle [ld], avec son faisceau dorsal [ldc] collaire. Au niveau du plexus céphalique, il se subdivise en deux faisceaux s'insérant l'un derrière l'autre au-dessus de la suture postoccipitale;

— muscle [dvc1 et 2] : comme chez *Eosentomon*, le [dvc2] se subdivise en deux puissants faisceaux dorso-ventraux, prenant leur origine l'un derrière l'autre sur la capsule céphalique au-dessus du [dvc1]. Le premier correspond au muscle dorso-ventral 3 [dvc3] de FRANÇOIS;

— muscle appendiculaires : nous rencontrons de même deux tergo-pédieux [tpd1 et 2] provenant du coxa prothoracique. Le muscle [tpd2] se rend à la lame sagittale tendineuse, que nous considérons de ce fait comme représentant l'apodème postoccipital.

De même entre les muscles [tpd1 et 2] se place l'origine du muscle maxillaire [fcla].

III. INTERPRÉTATIONS

A. Le fulcro-endosternum.

a. Les hypothèses en présence.

La formation endosquelettique en forme d'x présente à l'intérieur de la capsule céphalique des Protoures a donné lieu à des interprétations diverses, que l'on exposera brièvement. Trois hypothèses ont été proposées :

1. Pour les premiers auteurs qui ont observé cette formation, il devait sans aucun doute s'agir du tentorium, en raison de sa forme et de sa position. C'est l'opinion de SILVESTRI, de BERLESE, et des auteurs

Source : MNHN, Paris

russes. Ce terme de tentorium a été repris par EWING (1940) AUBERTOT (1943) et PACLT (1956). PRELL utilisa lui aussi ce terme de tentorium, mais (p11, note infrapaginale) nota qu'il était aussi possible de penser à une homologie entre l'endosquelette des Protoures et le « Zungenapparat » des Collemboles.

2. Cette dernière idée de PRELL a été reprise et développée par SNODGRASS (1928, 1935, 1950, 1951, 1960). Pour SNODGRASS, le « tentorium » des Protoures résulterait de l'accolement du « Zungenapparat », ou fulturae. Cette opinion a été reprise par la majorité des auteurs, en particulier par HANSEN (1930), WEBER (1935) TUXEN (1952, 1958*a*, 1959*a*, 1964), EWING (1940).

3. Enfin, une troisième interprétation a été soutenue par DENIS (1949) et à sa suite par FRANÇOIS (1959). Selon eux, l'endosquelette des Protoures résulterait de la fusion d'un tentorium avec les fulturae. On notera que TUXEN (1931) avait soutenu une opinion assez voisine en rapprochant l'endosquelette des Protoures de celui des Collemboles décrit par DENIS. Par la suite il devait abandonner cette conception pour se rallier à l'interprétation de SNODGRASS.

Cet endosquelette si diversement interprété, comment est-il constitué? Est-ce un tentorium, comme l'ont soutenu les premiers auteurs et récemment PACLT, ou bien est-ce une paire de fulturae fusionnés dans leur plan saggital, comme l'ont soutenu SNODGRASS et la majorité des auteurs actuels? Est-ce une formation composite comme le prétendent les auteurs français? Ajoutons encore : est-ce une formation originale, qui n'aursit pas son équivalent chez les autres Insectes, différente à la fois du tentorium des Ptérygotes et de l'appareil endosquelettique des autres Aptérygotes entotrophes?

b. Analyse critique des différentes interprétations.

1. *Première interprétation : l'endosquelette des Protoures, formation tentoriale.* Il est évident, à première vue, que le terme de tentorium, désignant la formation endosquelettique céphalique des Insectes, peut s'appliquer à l'endosquelette céphalique des Protoures, si l'on s'en tient à la seule définition anatomique. Est-ce possible dans le cas qui nous intéresse? On sait que le tentorium, typiquement chez les Ptérygotes et les Thysanoures, est une formation chitineuse possédant des invaginations, les pretentorinae et les metatentorinae qui indiquent son origine ectodermique. Le tentorium résulte de l'accolement et de la combinaison de ces endophragmes intersegmentaires. Cette interprétation classique du tentorium a amené ARGILAS (1941) à écrire : « pour les Insectes, nous devons, nous semble-t-il, réserver le nom de tentorium aux formations cuticulaires ayant émigré dans la cavité céphalique ». On ajoutera que cette définition peut s'appliquer aux fulturae, formations ectodermiques dont on parlera plus loin. Nous préférerions, dans la définition d'ARGILAS, voir le terme « émigré » remplacé par celui d'« invaginé », afin de ne pas faire de confusion entre fulturae et tentorium.

Chez les Protoures, on commencera par remarquer que les traces externes de cette migration, c'est-à-dire les prétentorinae et les métatentorinae, sont absentes. D'autre part l'endosquelette des Protoures est plein, contrairement à celui des Ptérzgotes et des Thysanoures. La cavité peut avoir disparu secondairement, mais cbez les Ptérygotes, lorsque cette modification se produit, il reste les invaginations ectodermiques, pretentorinae ou metatentorinae. Enfin, si l'endosquelette des Protoures rappelle grosso modo le tentorium d'un Ptérygote par sa forme, déjà BERLESE a eu des difficultés pour homologuer les différentes parties de l'endosquelette d'*Acerentomon* à celles d'un tentorium de Ptérygote. Les rapports avec les pièces gnathales, la maxille en particulier, les liaisons contractées entre le tentorium des Protoures et la paroi épicrâniale d'une part, et avec l'hypopharynx d'autre part, ne se retrouvent pas chez les Ptérygotes et les Thysanoures, où nous savons que le tentorium n'entre pas dans la composition des parois des poches gnathales et ne joue pas le rôle de sclérite hypopharyngien.

Nous aurons donc des scrupules à considérer la totalité de l'endosquelette d'un Protoure comme un tentorium. PACLT (1956) a fait remarquer que cet endosquelette n'est pas attaqué par la potasse et l'acide lactique, comme c'est le cas pour l'architentorium (terme utilisé par PACLT) des Collemboles et Diploures. Pour PACLT, de ce fait les Protoures auraient un vrai tentorium ectodermique, à la différence des autres Entotrophes. PACLT ajoute que le type le plus primitif de ce « tentorium » se rencontrerait chez *Acerentomon*. Nous verrons ultérieurement ce qu'il faut penser de ce critère de solubilité d'un tissu pour en tirer des conclusions sur l'origine ectodermique ou mésodermique de ce dernier.

2. *Seconde interprétation: l'endosquelette des Protoures, formation dérivant des fulturae.* Si l'idée d'un vrai tentorium composant la totalité de l'endosquelette céphalique des Protoures ne semble plus guère soutenue, l'interprétation de SNODGRASS, reprise par divers auteurs, en particulier par TUXEN, semble avoir

Source : MNHN, Paris

rallié la majorité des auteurs actuels. Pour eux, la totalité de l'endosquelette résulte de l'accolement dans le plan sagittal de sclérifications appelées fulturae par Börner (1914, p. 511), fulcres par Denis (1928). Ces formations chez les Collemboles et les Diploures se présentent comme des sclérites allongés, insérés sur l'hypopharynx et lui servant de suspensorium, d'où le nom souvent employé de « Zungenapparat »; vers l'arrière ils participent à la formation de la paroi interne de la poche gnathale maxillaire, et donnent une glène d'articulation au cardo maxillaire. Ce sont donc des formations purement ectodermiques. Des muscles maxillaires et labiaux prennent leur origine sur ces fulcres. Chez les Diploures, des muscles longitudinaux dorsaux thoraciques (Verhoeff 1904) et des suspenseurs dorsaux et ventraux (Manton 1964) viendraient s'y insérer. Ces données, en contradiction avec celles de Nassonov (1883) demandent à être confirmées. Cela n'est pas le cas chez les Collemboles. On devra tenir compte du fait que chez les Diploures, le « tentorium » a été soit ignoré par les auteurs (Verhoeff, Stummer-traunfels 1891) soit étudié très sommairement (Grassi 1886, Hansen 1930, Snodgrass 1935). Les meilleurs travaux que nous possédions, ceux de Manton et de Nassonow, ne concordent pas toujours.

Ces fulturae entrent en relation avec le tentorium proprement dit chez les Collemboles par l'intermédiaire de trabécules d'union (Denis 1928). Cette union fulturae-tentorium existe également chez les Diploures (Snodgrass 1935, Bitsch 1952, Manton 1964) et se retrouve chez les Thysanoures Machilidés (Bitsch 1963). Souvent confondus avec le tentorium dans les travaux anciens, ces fulturae ont été diversement nommés. Ce sont, suivant les auteurs : framework (Meinert 1867), endosquelette ventral céphalique (Grassi 1886*a*), appareil de soutien de la mandibule (Nassonow 1887) Stützgerüst (Stummer-Traunfels 1891) lingual salk ou foot salk (Folsom 1899, 1900), Zungenapparat (Hoffmann 1908), tentorium (!) (Verhoeff 1904) hypopharyngeal apodemes (Snodgrass 1928) apophyses hypopharyngiens (Weber 1933) sclérites sternaux postoraux ou sternal brachium (Snodgrass 1951), apodème tentorial postérieur (Manton 1964). Nous conserverons le terme de Börner (1914) qui tend à s'imposer (Matsuda 1965) dans la littérature.

Ces fulturae se retrouvent chez les Thysanoures (Oudemans 1887, Stummer-Traunfels 1891), où ils ont conservé leur rôle de suspensorium de l'hypopharynx, et leur position entre maxille et labium.

En résumé les fulturae sont des formations chitineuses, dont l'origine ectodermique a été démontrée par Folsom (1900) dans son étude embryologique du Collembole *Anurida maritima*. Les données anatomiques et embryologiques ont amené Börner (1914, p. 682) à les interpréter comme les « Reste der Sternalspangen des Maxillarsegmentes ». L'interprétation de Börner des fulturae comme bandelettes sternales de renforcement a été reprise par Denis (1928, 1949), Snodgrass (1928, 35), Hansen (1930) et Tuxen (1931*b*, 1959*b*). Nous souscrivons à cette interprétation, et à la suite de Chaudonneret (1948), nous ajouterons : les fulturae dérivent des sternites maxillaires et labiaux primitifs.

Chez les Collemboles, les muscles labiaux s'insèrent sur les trabécules d'union des fulturae avec le tentorium (Denis); en fait les trabécules font anatomiquement partie du système des fulturae et peuvent être interprétés comme des dérivés du sternite labial primitif.

Une étude récente, due à Bruckmoser (1965), de l'embryologie de la capsule céphalique du Collembole *Orchesella villosa* indique le bien fondé des idées de Börner. Bruckmoser montre que les sternites gnathaux sont recouverts par les plis oraux. L'auteur ne parle pas des fulturae, mais il semble bien que sur sa figure 35 ce qu'il indique comme les « Ventralfläche der Kopfsternite » corresponde au fulturae.

Une interprétation différente des fulturae a été donnée par Manton (1964). Pour cet auteur, les fulturae des Entotrophes, étudiés chez le Collembole *Tomocerus longicornis* et le Diploure *Campodea staphylinus*, ne sont pas, comme l'a proposé Börner, tout le sternite; pour Manton, le sclérite formant le « Zungenapparat » des Aptérygotes est homologue à l'apodème tentorial postérieur du Thysanoure *Petrobius*, c'est-à-dire au tentorium postérieur de cet Aptérygote. L'auteur se fonde sur le fait que les fulturae sont placés en position maxillo-labiale au fond de la poche gnathale maxillaire, et que cette position correspond à celle des metatentoriae des Ectotrophes.

Cette opinion n'est pas la nôtre, et nous garderons la distinction entre tentorium et fulturae; les bras tentoriaux sont des invaginations endophragmatiques, alors que les fulturae sont des formations superficielles externes.

Chez les Protoures, on retrouve les caractères anatomiques que nous avons précédemment exposés à propos des fulturae. Le corps central fournit en avant l'appareil de soutien de l'hypopharynx (fig. 14)

Source : MNHN, Paris

[sH]; on peut donc parler chez les Protoures d'un « Zungenapparat », comme chez les Collemboles et les Diploures. Plus en arrière, la lame ventrale et les lames latérales participent à la constitution de la paroi interne de la poche gnathale maxillaire, ce qui apparaît nettement sur les figures 9*f* et 9*g*. Ces lames endosquelettiques sont donc ectodermiques. D'autre part, on a indiqué l'origine de muscles labiaux et maxillaires sur le corps central et les bras postérieurs proximaux, ainsi que l'articulation du cardo maxillaire. Il est indiscutable que les Protoures possèdent des fulturae, et nous ne pouvons que donner raison à Prell, Snodgrass (1928) Hansen (1930) Denis (1949) Tuxen (1952) et Matsuda (1965). L'endosquelette des Protoures doit donc comprendre des fulturae, dont l'accolement dans le plan sagittal a donné le corps central. Avec Snodgrass, on peut interpréter l'endosquelette des Protoures comme une formation dérivant des sclérites sternaux gnathaux. Ces sclérites forment un « Zungenapparat », que l'on retrouve chez les autres Insectes Aptérygotes (Thysanoures inclus), et chez les Crustacés Isopodes et Amphipodes.

3. *Troisième interprétation : l'endosquelette des Protoures, formation composite.* A ce stade, nous pouvons émettre les hypothèses suivantes :

a. Les fulturae forment la totalité de l'endosquelette céphalique des Protoures. C'est l'interprétation de Snodgrass.

b. Dans l'hypothèse inverse, les fulturae ne représentent pas la totalité de cet endosquelette. Nous formons alors les hypothèses suivantes :

b.1. La partie endosquelettique ne relevant pas du domaine des fulturae représente un tentorium ectodermique chitineux. On reprend en partie l'interprétation de Paclt.

b.2. Si l'on ne peut montrer la présence d'un vrai tentorium ectodermique, on peut penser à un tentorium comparable à celui des Collemboles et des Diploures. On reprend alors les interprétations de Tuxen (1931*b*) Denis (1949) et François (1959).

Hypothèse *a* : ces fulturae formant une sorte d'X représentent-ils la totalité de l'endosquelette ? C'est l'opinion d'auteurs tels que Snodgrass et Tuxen. Pour Tuxen en particulier, le fait que l'endosquelette des Protoures résiste à l'action des solutions de potasse ou d'acide lactique montre son origine ectodermique. Il en résulte que l'endosquelette est formé dans sa totalité par les fulturae. En est-il vraiment ainsi ? Si nous voulons préciser ce qui revient au système des fulturae, nous pouvons nous adresser à l'anatomie comparée. Nous remarquerons que chez les Collemboles et les Diploures les fulturae ne dépassent pas en arrière le niveau de l'articulation cardinale; d'une autre façon nous dirons qu'ils se terminent avec la poche gnathale maxillaire dont ils contribuent à former la paroi. En avant, ils ne vont pas s'unir à la paroi clypéale ou épipharyngienne. D'une façon générale, ce sont des formations ectodermiques qui ne traversent pas la cavité générale et ne forment pas d'apodèmes internes, que ce soit chez les Collemboles, chez les Diploures ou les Thysanoures, là où ils sont bien développés. D'autre part on ne connaît pas chez les Collemboles et les Diploures de fulturae donnant insertion à des muscles mandibulaires et stomodéaux. De même on ne leur connaît pas de muscles suspenseurs dorsaux ou ventraux, de muscles longitudinaux ventraux et de muscles pédieux venant s'y insérer. Le cas des Diploures ferait exception selon Verhoeff (1904) et Manton (1964), mais cela demande à être confirmé.

En tenant compte de ces observations, nous pouvona déjà attribuer au fulturae chez les Protoures la base du sclérite hypopharyngien, la lame ventrale du corps central, et les bras postérieurs divergents avec leurs lames latérales. Nous plaçons la limite postérieure des fulturae au niveau de l'articulation cardinale, là où se termine la poche gnathale maxillaire. Pour nous, la lame ventrale peut fort bien s'expliquer par l'accolement de fulturae, sans qu'il soit besoin, pensons-nous, de supposer comme Denis, qu'une fraction tentoriale se soit trouvée laminée entre les fulturae. Si nous admettons que l'endosquelette céphalique des Protoures est entièrement formé par les fulturae, il faudrait admettre que, chez *Eosentomon* par exemple, ces mêmes fulturae reçoivent des muscles mandibulaires, des suspenseurs dorsaux et latéraux, et des muscles thoraciques pédieux et longitudinaux ventraux, à la différence des autres Aptérygotes entotrophes; d'autre part il faut admettre que les fulturae des Protoures traversent la cavité générale sans fournir la moindre trace d'invagination ectodermique; enfin il faut penser que ces fulturae peuvent s'unir au clypéus et à l'épipharynx. Hansen (1930) reconnaissait déjà que les bras antérieurs des Protoures posaient des difficultés d'interprétation si l'on admet l'endosquelette issu dans sa totalité des fulturae.

L'interprétation de Snodgrass n'est guère soutenable. On doit donc envisager l'existence d'un tentorium.

Source : MNHN, Paris

Hypothèse *ba* : les parties endosquelettiques qui ne semblent pas relever du domaine des fulturae, c'est-à-dire les surfaces d'insertions des muscles mandibulaires, et chez *Acerentomon* du muscle constricteur pharyngien, les bras antérieurs et les bras postérieurs distaux sont-elles tentoriales ?

Si nous admettons à la suite de PACLT qu'il s'agit d'un vrai tentorium, comparable à celui des Thysanoures et Ptérygotes nous pouvons penser à un tentorium formé de deux parties, d'un tentorium antérieur et d'un tentorium postérieur, comme chez les Thysanoures (CHAUDONNERET 1950, BITSCH 1963*b*). Si nous voulons homologuer les bras antérieurs à des pretentoriae et les bras postérieurs à des metatentoriae, nous rencontrons les critiques émises précédemment à propos de l'bypothèse de BERLESE et de PACLT.

Hypothèse *bb* : on rapproche l'endosquelette des Protoures de celui des Collemboles et des Diploures, où l'on trouve également un tentorium antérieur et un tentorium postérieur reliés aux fulturae. Nous pouvons alors songer à comparer les bras antérieurs et une partie du corps central des Protoures au tentorium antérieur des autres Aptérygotes entotrophes, et l'extrémité des bras postérieurs des Protoures au tentorium postérieur des Collemboles et des Diploures. Ce travail a été entrepris par TUXEN (1931) et plus particulièrement par DENIS (1949). Ce dernier interprète les bras antérieurs comme des prétentoriae et les bras postérieurs comme des formations homologues aux bras postérieurs des Collemboles; le plexus céphalique impair est pour DENIS une formation tentoriale réduite à une simple lame sagittale en position labio-protboracique. FRANÇOIS reprend cette interprétation, en notant qu'on peut difficilement rapprocber ce « tentorium » des Protoures de celui des Ptérygotes.

Il est nécessaire de résumer ce que nous savons sur le « tentorium » des Collemboles et des Diploures, avant de comparer entre elles les formations endosquelettiques des Entotrophes. Prenons d'abord le cas des Diploures, où le tentorium semble avoir une structure particulière. Observé pour la première fois par MEINERT (1865) sous le nom de lamina cornea, il a été vu ensuite par GRASSI (1886) sous le nom de disque chitineux médian impair, par NASSONOW (1887) sous le nom d'endosquelette. HANSEN (1930) l'appelle architentorium, BITSCH (1952), GEORGE (1963) et MAKI (1938) le considèrent comme le tentorium. Il forme le pont ligamenteux interbrachial ou ligament médian de SNODGRASS (1935, 1951), l'endosternum de SNODGRASS (1951, 1960) et de TUXEN (1959), les tendons transverses mandibulo-maxillaires ainsi que la plaque endosquelettique de MANTON (1964). Les meilleurs travaux que nous possédions restent ceux de NASSONOW (1887) et MANTON. Depuis NASSONOW, nous savons que le tentorium se présente sous forme d'une lame borizontale faite d'une substance fibrillaire disposée en couches borizontales. Cette substance est attaquée par les alcalis et l'acide lactique (TUXEN 1959). Cette solubilité a fait que ce tentorium a souvent passé inaperçu, sauf aux auteurs qui se sont donné la peine de faire des coupes ou des dissections.

Cette lame fibrillaire reçoit non seulement des muscles adducteurs mandibulaires, mais encore des muscles adducteurs cardinaux de la maxille, des muscles antennaires, les dilatateurs du cibarium ainsi que tous les dilatateurs ventraux pharyngiens. En arrière, les longitudinaux ventraux prothoraciques ainsi que des suspenseurs viennent s'y insérer. Tout cela était déjà connu de NASSONOW, et nous devons reconnaître les mérites de cet auteur qui bien avant FOLSOM et GRASSI, avait réalisé des coupes de Collemboles et de Diploures, mérites qui n'ont pas été reconnus bien souvent parce que le texte était écrit en russe.

Passons maintenant aux Collemboles. Les caractères anatomiques et histologiques que nous avons trouvé cbez les Diploures se retrouvent cbez ces Aptérygotes. Nous possédons ici des données plus nombreuses. L'histologie du « tentorium » des Collemboles a été étudiée par NASSONOW, MANTON (1964) et surtout HOFFMANN (1905). Selon cet auteur, cbez le Collembole *Tomocerus*, à l'exception du bras tentorial antérieur qui est creux et bien chitinisé, le tentorium se présente sous la forme d'une lame plasmatique pleine contenant des noyaux. On trouvera la description anatomique des formations tentoriales des Collemboles dans les travaux de FOLSOM (1899), HOFFMANN (1905, 1908) DENIS (1928) et MANTON (1964). Ces deux derniers auteurs ont donné les descriptions les plus complètes des dispositifs réalisés.

L'endosquelette céphalique des Collemboles a été appelé tentorium par FOLSOM, HOFFMANN, DENIS, MAKI (1938) et WOLTER (1963), architentorium par HANSEN (1930). SNODGRASS (1950) a comparé ce tentorium à l'endosternum des Arachnides et TUXEN (1959) le nomme endosternum. Pour MANTON, c'est un endosternite résultant de la combinaison de tendons segmentaires transverses et de bras associés à des connectifs.

Cette lame plasmatique est attaquée par la potasse (FOLSOM 1899) et l'acide lactique (TUXEN 1959). Nous savons qu'elle ne possède pas d'invaginations ectodermiques la reliant à la paroi céphalique, mais

Source : MNHN, Paris

un système compliqué de bras tendineux. FOLSOM (1900) reconnaît d'ailleurs qu'il n'a pas trouvé trace d'invaginations lorsqu'il a étudié l'embryologie d'*Anurida maritima*. Tout cela rappelle fort bien le tentorium des Diploures.

Ces formations « tendineuses » ne sont pas particulières aux Aptérygotes entotrophes. On les retrouve dans la tête des Thysanoures Machilidés (VERHOEFF 1905, HOLMGREN 1920, HANSEN 1930, BITSCH 1963), des Myriapodes, des Crustacés et chez les Arachnides où elles forment une grande partie de l'endosquelette. Elles sont encore présentes dans le thorax des Collemboles (JANIN 1947, CARPENTIER 1947, 1949), des Diploures (BARLET 1965) et des Thysanoures (CARPENTIER 1946, BARLET 1951*b*).

Ce type particulier d'endosquelette a attiré l'attention des morphologistes qui se sont préoccupés de l'origine de ces formations. Nous ignorons la plupart du temps comment ces formations « tendineuses » se sont formées au cours de l'embryogenèse, et leur étude anatomique et histochimique est à peine ébauchée.

L'anatomie comparée de ces formations dans le groupe des Mandibulata a entraîné SNODGRASS (1935, 1950, 1960) à considérer l'endosquelette céphalique des Collemboles et des Diploures comme une formation mésodermique et non plus ectodermique, comme l'est le vrai tentorium des Thysanoures et des Ptérygotes. Pour SNODGRASS le tentorium des Collemboles et des Diploures résulte de l'accolement de muscles mandibulaires et maxillaires ventraux ayant perdu leur origine sternale et ayant subi une transformation tendineuse. Cette opinion a été soutenue par HANSEN qui appelle le tentorium des Aptérygotes entotrophes architentorium, et par TUXEN. Si, étudiant les Collemboles, WOLTER (1963) ne se prononce pas tout en mentionnant le problème de l'origine mésodermique du tentorium, DENIS (1964) admet la comparaison de SNODGRASS. Pour MATSUDA (1965), le tentorium des Collemboles est « an elaboration of the ligamentous bridge between the fultupal arms ». Le terme endosternum employé par TUXEN mérite quelques explications. Il concerne primitivement une formation connue chez les Arachnides, dont les études de SCHIMKEWITSCH (1895) et PURCELL (1909) ont montré qu'elle pouvait être une production des muscles eux-mêmes, c'est-à-dire une formation mésodermique tendineuse.

L'interprétation de SNODGRASS a été discutée par MANTON (1964). Cet auteur, s'appuyant à la fois sur un important travail d'anatomie comparée des mécanismes mandibulaires et maxillaires, sur quelques observations histologiques et travaux d'embryologie, en particulier sur ceux de FAHLANDER (1938), admet que l'ectoderme des Arthropodes a la potentialité de donner à la fois des structures squelettiques externes chitineuses et internes ligamentaires. Pour MANTON, les tendons transverses segmentaires mandibulaires et maxillaires ne peuvent être détachés du sternite, et sont d'origine intersegmentaire, ce qui est discutable.

Une autre interprétation du tentorium des Collemboles a été soutenue par DENIS (1928, 1949) et CHAUDONNERET (1950). Pour ces morphologistes, le tentorium des Collemboles est une formation composite dérivant d'endophragmes intersegmentaires. Le terme endophragme prête à confusion. Il implique, dans son sens classique, l'idée d'une invagination ectodermique intersegmentaire. Or, DENIS (1928, p. 127 et suiv.) interprète le tentorium de *Tomocerus catalanus*, et analysant le travail d'HOLMGREN (1920) admet l'existence d'un tentorium de nature tendineuse, à côté du tentorium classique résultant d'invaginations tégumentaires. Nous indiquerons quels autres termes nous semblent préférables à celui d'endophragme.

Étudiant les Thysanoures Machilidés, BITSCH (1963*b*) admet encore la possibilité de l'existence de formations ligamentaires ou de lamelles qui seraient des restes d'endophragmes intersegmentaires, tout en reconnaissant la présence de « tendons » qui semblent provenir de la transformation de muscles segmentaires.

Si l'on s'adresse aux histologistes et embryologistes, on recueillera peu de travaux sur ces formations appelées sous-épidermiques par WEBER (1954). Le travail le plus important à notre connaissance est celui de FAHLANDER (1938) sur les Chilopodes, où l'auteur indiquait que la plaque intergnathale paraissait faite d'une substance non chitineuse, produite par la face interne des cellules épidermiques elles-mêmes. Les conclusions de FAHLANDER, étendues aux endosternites des Aptérygotes, ne manquaient pas de créer des difficultés d'interprétation de ces formations, difficultés auxquelles n'a pas échappé MANTON. Nous possédons maintenant une étude très récente due à FÜLLER (1963), sur les Chilopodes. Son étude histologique aboutit à la conclusion que l'endosquelette tendineux de ces Myriapodes se compose de tissu conjonctif fibrillaire. Cela permet d'écarter les difficultés créées par les conclusions de FAHLANDER.

Une étude d'anatomie comparée de la musculature mandibulaire et maxillaire nous montrera qu'il est préférable de suivre les conclusions de SNODGRASS plutôt que celles de MANTON, concernant l'origine

Source : MNHN, Paris

des muscles transverses gnathsux. Nous tendrons à admettre que l'endosternite des Aptérygotes est une formation mésodermique plurimétamérique, provenant de la transformation de muscles, et non d'invaginations ectodermiques. Nous estimons préférsble d'utiliser le terme endosternite à la place du terme tentorium qui désigne une formation que tout le monde s'accorde à reconnaître comme d'origine ectodermique.

Un cas intéressant cbez les Insectes est celui des Tbysanoures Machilidés, étudiés par HOLMGREN (1930), HANSEN (1930) BITSCH (1963*b*) et MANTON (1964), où nous rencontrons à la fois un vrai tentorium ectodermique résultant d'invsginations, des fulturse, et une formation tendineuse, le tentorium tendineux ou « unechtes Tentorium » d'HOLMGREN, la lame tendineuse intergnatbale de BITSCH, l'architentorium d'HANSEN, les tendons transverses de MANTON. Pour BITSCH, cette formation est à rapprocher des formations similaires des Crustacés, Myriapodes Diplopodes, et de l'endosternum arachnidien, opinion à lsquelle nous souscrivons; le cas des Mschilides montre qu'on ne peut confondre les deux types d'endosquelette.

Le terme d'architentorium créé par HANSEN a été critiqué par SNODGRASS (1951), TUXEN (1959) et WOLTER (1963), pour ne citer que les trsvaux consacrés en particulier aux Aptérygotes. Pour ces suteurs, l'endosternum de ces Insectes ne peut être le précurseur du tentorium des Ptérygotes et des Thysanoures Lépismstides, du fsit de sa nature mésodermique. Ces auteurs ne semblent pas s'être arrêtés sur l'idée d'un pbénomène de substitution, idée soutenue par DENIS (1928) et par MATSUDA (1965). C'est, nous semble-t-il, la seule façon de passer d'une formation mésodermique segmentaire à une formation ectodermique endophragmatique.

On peut toutefois s'étonner que sur la plaque endosternale antérieure relevant apparemment, comme le montre le Diploure *Campodea*, des domaines mandibulaires et maxillaires, viennent s'insérer des muscles labisux (BITSCH 1952, MANTON 1964) des muscles tritocéphaliques et antennaires. Une explication peut être entrevue si l'on examine les figures des endosternites des Collemboles *Onychiurus* et *Tomocerus*, étudiés par DENIS (1928) et MANTON (1964). DENIS a décrit un système endosquelettique particulier, formé par une plaque très sntérieure d'où sont originaires les muscles moteurs dorsaux antennaires. Cette plaque est reliée à l'endosternum antérieur (tentorium antérieur de DENIS) par des trabécules. Elle a été décrite également par MANTON sous le nom de jonction médiane des muscles antennaires. Il s'agit là, écrit DENIS, d'un véritable « tentorium antennaire ». On peut alors imaginer, en tenant compte de ce que nous ssvons sur les formations tendineuses, une origine similaire entre ce tentorium antennaire et l'endosternum mandibulaire, et parler d'endosternite antennaire. Cette lame ne représente pas d'ailleurs chez les Collemboles la totalité de l'endosternite antennaire, puisque les muscles moteurs antennaires ventraux sont originaires de l'endosternite antérieur et de ses bras. L'endosternite antérieur des Collemboles comprend des éléments deutocépbaliques, ainsi que des éléments tritocéphaliques, ces derniers indiqués par les origines des muscles stomodéaux. Il est alors possible d'imaginer cbez les Collemboles une série de lames endosternales mésodermiques, se formant primitivement d'une façon isolée dans chaque métamère à partir de muscles au service des sppendices, et ensuite fusionnant entre elles et se superposant pour donner un système de deux endosternites antérieur et postérieur. On voit déjà quelles modifications de l'interprétation des structures cépbaliques cela implique, si l'on substitue à la notion d'endophragme celle d'endosternite. Il reste à expliquer les divers bras dorssux, latéraux et ventraux reliant cet endosquelette à la paroi céphalique. On sait que DENIS les considère comme des formations endosquelettiques intersegmentaires. Cela n'est pas incompatible svec la notion d'endosternum si l'on songe non à des invaginations ectodermiques intersegmentaires, mais à des formations dissépimentaires intéressant deux ou même plusieurs segments, et ayant subi la transformation tendineuse.

Dsns le même ordre d'idée, nous pouvons esssyer d'interpréter les « tentoriums collaires » décrits cbez les Thysanoures psr CHAUDONNERET (1950) et BITSCH (1963), les Psocoptères par BADONNEL (1934) et les larves de Névroptères (SAFFRÉ 1957). Ce sont des formstions membraneuses reliées à la paroi par des faisceaux de tonofribilles. On peut imaginer les tentoriums collaires résultant de ls transformation de muscles dissépimentaires et non d'endophrsgmes. Cela ne modifie en rien la valeur de cette région comme limite métamérique labio-prothorscique.

c. Interprétation de l'endosquelette céphalique des Protoures.

Si nous admettons, comme cbez les autres Aptérygotes entotrophes, une origine mésodermique d'une psrtie de l'endosquelette des Protoures nous nous heurtons à la remarque de PACLT (1956*b*), insistant sur le fait que les bras antérieurs et postérieurs des Protoures résistent fort bien aux alcalis, et sont donc

Source : MNHN, Paris

ectodermiques. A la suite de DENIS (1964), on peut soutenir que « les tendons mésodermiques et même les muscles, peuvent finalement être remplacés par de la chitine ou tout au moins par une substance ayant les caractères de l'endocuticule ». Cela semble s'appliquer aux Protoures, où ce phénomène de remplacement a pu se produire pour l'endosternite. Cette hypothèse, celle d'un endosternite primitivement tendineux et se chargeant d'une substance ayant les caractères de l'endocuticule a le mérite d'expliquer l'absence d'invaginations endophragmatiques propres au vrai tentorium et le fait que l'endosquelette des Protoures n'est pas dissout par les alcalis, pour sa plus grande partie. A la suite de SNODGRASS (1950), nous estimons qu'une étude précise de ces formations, ligaments, appelées formations sous-épidermiques par WEBER (1954), endosternites par TUXEN (1959) est soubaitable au point de vue histologique, histochimique et embryologique.

Nous devons maintenant nous poser les questions suivantes : l'endosternum des Protoures forme-t-il une pièce indivise comme chez les Arachnides, et quels sont les constituants métamériques entrant dans sa composition?

Nous savons que chez les Collemboles (DENIS 1928, MANTON 1964) et les Diploures Campodéidés (MANTON 1964) l'endosternite se divise en endosternum antérieur et postérieur correspondant respectivement aux tentorium antérieur et postérieur de DENIS, aux tendons transverses mandibulo-maxillaires et à la plaque endosquelettique de MANTON. Chez les Collemboles, les deux endosternites sont reliés entre eux par des bras d'union et aux fulcres par des trahécules. Si l'on admet que ces bras et ces trabécules ont existé chez les Protoures de type primitif, ils ont dû disparaître par suite de l'accolement des fulturae dans le plan saggital et du raccourcissement de la distance entre endosternites et fulturae. On peut penser à la présence chez les Protoures d'un endosternite antérieur et d'un endosternite postérieur, ce que confirmera l'anatomie comparée.

1. *Endosternite antérieur :* les territoires endosquelettiques ne relevant pas du domaine des fulturae sont vers l'avant : les hras antérieurs, et la région dorsale du corps central. Celle-ci reçoit des muscles mandibulaires, à savoir les muscles protracteurs distaux et proximaux, ainsi que le rétracteur distal (fig. 12 et 14). On admettra que leur origine se place sur un endosternite mandihulaire. Ce que nous savons sur l'origine des endosternites laisse penser que la partie dorsale du corps central des Protoures dérive d'une lame intergnathale issue de muscles adducteurs endosternaux mandibulaires. Ces derniers peuvent être issus d'adducteurs sternaux primitifs détachés du sternite primitif, et donnant secondairement des muscles zygomatiques. On voit donc que nous suivons l'opinion de SNODGRASS (1950) sur l'origine de ces endosternites. Chez *Eosentomon*, les adducteurs ventraux mandibulaires proviennent d'un tendon originaire de l'endosternite, et chez *Acerentomon*, ce tendon est remplacé par un apodème massif; ce dernier plaide en faveur de la transformation des adducteurs ventraux en endosternite.

Une lame endosternale maxillaire participe-t-elle à la formation du corps central? On remarquera que chez *Acerentomon*, le muscle maxillaire [adst 1] (fig. 14, adst 1) est originaire d'une portion endosternale de la hase des apodèmes mandibulaires endosternaux. Chez *Eosentomon*, son origine est ventrale par rapport au ligament mandihulaire (fig. 12, [astd 1]). Comme nous savons que chez les Collemboles et les Diploures des adducteurs stipitaux viennent se fixer sur l'endosternite (NASSONOW 1883, HOFFMANN 1908, DENIS 1928, MANTON 1964), et qu'il existe même chez *Campodea* un tendon transverse maxillaire distinct (MANTON) on admettra qu'il existe un endosternite maxillaire. On peut alors admettre que chez les Protoures il existe un endosternite maxillaire indiqué par l'origine du muscle [adst 1] et par sa position ventrale immédiatement au-dessous de l'endosternite mandibulaire. La figure 19 A-C montre notre conception de l'endosquelette des Aptérygotes entotrophes. Alors que chez les Collemboles et les Diploures les fulturae et l'endosternite antérieur sont encore séparés (fig. 19 A-B), cbez les Protoures (fig. 19 C) les fulturae ont émigré au-dessous de l'endosternite en même temps qu'ils s'accolaient sagittalement, pour donner cet endosquelette en Y que l'on voit sur les coupes transverses (fig. 9 f).

Passons aux hras antérieurs divergents. On leur connaît, seulement chez *Acerentomon*, l'origine d'un muscle mandibulaire [pdMd], (fig. 13) et celle d'un muscle pharyngien [cp], (fig. 13). Distalement, on a indiqué l'origine de ces bras à la fois sur la paroi clypéale, à côté des dilatateurs cihariaux, et sur la paroi épipharyngienne. HANSEN (1930) s'est étonné de ce mode d'attache et SNODGRASS (1951) note que ces connections antérieures avec le crâne n'ont pas été expliquées et pense à des apodèmes secondaires particuliers aux Protoures.

Source : MNHN, Paris

On a indiqué pourquoi on ne pouvait considérer ces bras antérieurs comme des prétentoriae, en raison de leur structure anatomique et de leur position. Nous jugeons inutile de maintenir les termes pretentoria et supratentoria, et nous considérons notre interprétation précédente comme erronée. On peut tenter une comparaison entre les bras antérieurs des Protoures et le système des bras suspenseurs des Collemboles, décrits par HOFFMANN (1905), DENIS (1928) et MANTON (1964). Selon MANTON, le Diploure *Campodea* ne possède pas de bras suspenseurs antérieurs comparables à ceux des Collemboles.

Le bras antérieur dorsal [bd], (fig. 12, 14) aboutit à la paroi clypéale, à côté des muscles dilatateurs cibariaux. Nous pouvons supposer que ce point est tritocéphalique. Ventralement, chez *Acerentomon*, il porte l'origine d'un muscle pharyngien qu'on rapportera, en raison de son innervation, comme les muscles précédents, au domaine tritocéphalique. Les bras antérieurs proximalement s'insèrent sur l'endosternum mandibulaire, indiqué par l'insertion des muscles protracteurs endosternaux mandibulaires. Par suite de la disparition des antennes, et de toute innervation deutocéphalique, il nous est impossible de dire si un endosternite antennaire entre dans la composition des bras antérieurs, par suite de l'absence de tout point de repère. Nous admettrons que la base de ces bras antérieurs peut passer par une limite mandibulo-tritocéphalique, et que sa portion distale est entièrement tritocéphalique.

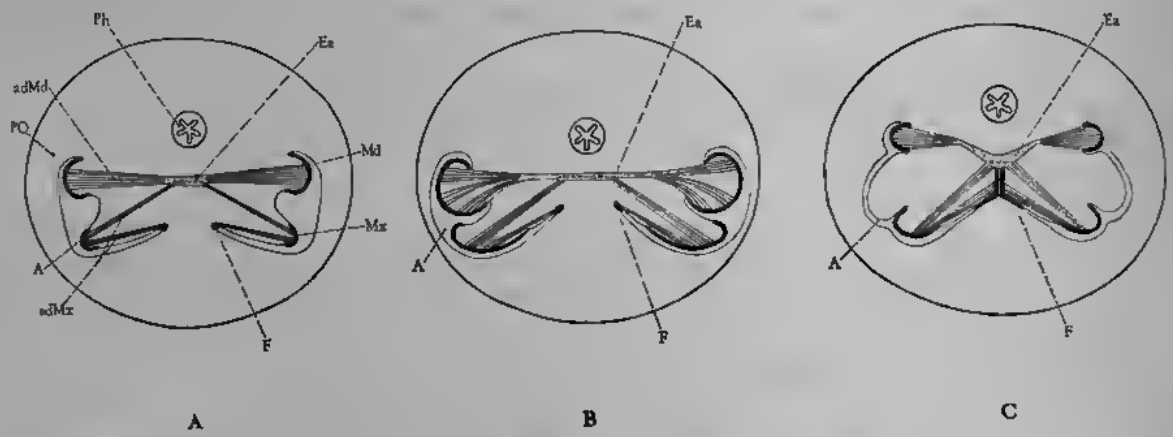

FIG. 19. — Schéma du système endosquelettique céphalique des Aptérygotes entotrophes

2. *Endosternite postérieur* : nous indiquerons dès à présent que, pour nous, la limite thoraco-labiale se place au niveau du plexus céphalique impair. Si l'on admet pour les bras postérieurs distaux la même origine que pour les bras antérieurs, on doit les considérer comme faisant partie d'un endosternite métamérique labial. Quelle est sa limite distale? L'anatomie comparée nous a indiqué que le domaine des fulturae ne dépasse pas le niveau de l'articulation cardinale. Dorsalement, on peut donc placer la limite entre fulturae et endosternite au niveau de l'articulation du cardo sur les bras postérieurs. Ventralement, le muscle [dvlb] (fig. 11, 13) appartient au segment labial. Il se semble pas être comparable aux muscles tentorio-ventraux des Collemboles et des Diploures, car, d'une part, il est innervé par le ganglion labial et non par le nerf intercalaire, et, d'autre part, son insertion en bordure de la poche gnathale montre qu'il est fixé sur les fulturae, et non sur l'endosternite comme c'est le cas des muscles dorso-ventraux des Collemboles et Diploures. Par contre, le muscle céphalo-thoracique longitudinal ventral [lv1] (fig. 11, 13) est fixé sur une portion endosternale. On ne connaît pas chez les autres Aptérygotes de longitudinaux ventraux s'insérant sur les fulturae. La limite ventrale fulturae-endosternite passe entre les deux muscles.

On peut objecter à l'interprétation proposée ceci : l'endosternite labial des Protoures rappelle fort peu l'endosternite antérieur, et encore moins celui des Collemboles et Diploures. Chez ces derniers, l'endosternite postérieur se présente en effet grosso modo sous forme d'une lame horizontale transverse, tandis que chez les Protoures, il forme deux baguettes parallèles. On remarquera que l'on retrouve cette lame transverse chez l'*Acerentulus shensiensis* (CHOU et YANG 1964), à la base de l'endosternite postérieur.

Entre les endosternites il n'existe pas de muscles, tels que les tentorio-tentoriaux connus chez les Collemboles (DENIS 1928) et les Thysanoures (CHAUDONNERET 1950, BITSCH 1963). Peut-être ont-ils dis-

Source : MNHN, Paris

paru, par suite du rétrécissement de l'espace compris entre les fulturae chez les autres Aptérygotes? Par contre, les bras postérieurs distaux des Protoures reçoivent à la fois des muscles dorso-ventraux et longitudinaux ventraux. Lorsque nous étudierons la région postoccipitale, nous comparerons les muscles dorsaux-ventraux des Protoures s'insérant sur les bras postérieurs avec les suspenseurs tentoriaux des Collemboles et des Diploures. Nous leur attribuerons une insertion labiale. On sera surpris de voir qu'un certain nombre de muscles longitudinaux-ventraux, les muscles [lv1] et [lv2], le [lv3] d'*Eosentomon* ne s'arrêtent pas au nivesu du plexus céphalique marquant la limite prothoraco-labiale. On doit donc admettre, c'est l'hypothèse la plus probable, que ces muscles, soit ont déplacé leur insertion, soit résultent de l'accolement d'un longitudinal ventral thoracique et d'un longitudinal ventral labial. L'innervation par le nerf intercalaire plaide en faveur de cette dernière interprétation. Ce sont donc des muscles interaegmentaires labio-thoraciques. De tels muscles existent chez les Collemboles (Denis 1928).

Si nous voulons comparer les bras postérieurs des Protoures avec les formations homologues des Collemboles et Diploures, nous rapprocherons l'endosternum postérieur des Protoures du « tentorium postérieur » des Collemboles, et de la plaque endosquelettique décrite par Manton chez le Diploure *Campodea*.

d. Le ligament maxillaire.

On attirera maintenant l'attention sur une formation dont il a été peu question jusqu'ici : le ligament maxillaire [lMx] (fig. 12 et 14). Chez les Protoures, le ligament maxillaire a son origine au voisinage de la suture postoccipitale, très près de la limite maxillo-labiale. Chez *Eosentomon*, ce ligament maxillaire est fortement sclérifié, et chez les deux genres étudiés, le ligament maxillaire est fixé au fulcre d'une façon rigide. On peut penser que mécaniquement, le ligament maxillaire joue le rôle des metatentoriae chez les Ptérygotes. Ce rôle de point d'appui est rempli chez les Collemboles et les Diploures à la fois par le ligament maxillaire, les pieds ventraux et les bras ventraux-latéraux de l'endosternum.

e. Le plexus céphalique impair (fig. 15, 16, 17 et 18).

On a décrit les divers muscles qui se rendent au plexus céphalique chez les Protoures. Cette formation a été interprétée par Denis (1949) comme une formation tentoriale réduite, et par François (1959) comme une spina détachée de la paroi ventrale. Nous avons indiqué le muscle [tsi1]. Ce muscle (ilo3 de Berlese) est homologue aux muscles [ilo2] et [ilo1] décrits dans le thorax par Berlese. Ce sont des tergo-spinaux intersegmentaires qui laissent suggérer que le plexus se place à une limite segmentaire prothoraco-labiale. On peut s'étonner de voir se fixer sur le plexus un muscle moteur appendiculaire, le [stpd1]. On remarquera que les muscles sterno-pédieux postérieurs prothoraciques (muscles [spp] de Berlese) sont restés en place. On se demandera alora où sont passés les muscles sterno-pédieux antérieurs. Nous avons pu observer qu'ils se rendent au plexus prothoracique pair, d'une part, et au plexus céphalique impair, d'autre part, formant le muscle [stpd]. A la suite de Denis (1949) on peut admettre l'explication suivante : par suite du changement d'axe de l'appendice prothoracique et de sa rotation, les muscles sterno-coxaux ont été déplacés vera l'avant, et ont rompu leur attache sternale. Ils ont pu entraîner avec eux les longitudinaux ventraux [lv1 et lv3] et même des dorso-ventraux [dv2]. Si l'on admet un tel déplacement, on peut imaginer que le sterno-pédieux le plus antérieur [le stpd] a pu lui aussi se détacher pour des raisons d'ordre mécanique et s'est trouvé entraîné avec le muscle [tsi1], et le dorso-ventral [sdp] thoracique.

Si l'on admet que le plexus céphalique occupe une position intersegmentaire, on peut tenter de l'interpréter comme une formation dissépimentaire réduite, en position prothoraco-labiale, homologue au tentorium collaire des Thysanoures, aux bras ventro-latéraux et pieds ventraux du tentorium postérieur des Collemboles qui servent selon Denis (1928, 1949) de limite prothoraco-labiale, aux connectifs endosquelettiques pairs de *Campodea* décrits par Manton, placés eux aussi dans la même position intersegmentaire.

f. Conclusion.

L'interprétation que nous proposons : des fulturae soudés à deux endosternites peut sembler hardie. Il ne faut pas oublier que chez les Collemboles et les Diploures des liaisons existent entre les endosternites et les fulturae. D'autre part les Protoures sont microcéphales, et il n'est pas impossible d'imaginer un rapprochement des fulturae, allant jusqu'à la disparition de la cavité mixocoelienne comprise entre les fulturae.

Source : MNHN, Paris

Le premier stade larvaire des Protoures, connu sous le nom de prélarve, a été découvert tardivement par CONDÉ (1944*a*), et décrit par TUXEN (1949*b*). Cette prélarve ne possède pas, à la différence du stade suivant, d'endosquelette en X. Selon TUXEN seules sont présentes deux baguettes sclérifiées rigides, sans doute les fulturae (TUXEN 1959). On fera l'hypothèse suivante : la prélarve possèderait un endosquelette rappelant celui des Collemboles et des Diploures, formé de deux fulturae parallèles et d'un endosternum tendineux, soluble dans les milieux de montage utilisés par TUXEN. Cette hypothèse demande à être vérifiée en réalisant des coupes sériées de la prélarve. On peut également imaginer qu'il s'agit d'un stade primitif, précédant l'accolement des fulturae dans le plan sagittal.

L'hypothèse de DENIS (1949) sur la constitution de l'endosquelette des Protoures est donc vérifiée, à cette différence près qu'il s'agit d'un fulcro-endosternite et non d'un fulcro-tentorium. Nous ajouterons que MATSUDA (1965, p. 32) le premier a songé à un endosternite à propos des Protoures, mais n'a pas séparé ce qui revenait aux fulturae et à l'endosternite.

B. La région postoccipitale et collaire : la limite labio-prothoracique.

Les Protoures possèdent un apodème sagittal postoccipital [asPo] (fig. 15). PRELL l'avait homologué en raison de sa forme en Y avec la suture coronale des Ptérygotes, c'est-à-dire une ligne de rupture servant à l'exuviation. Cette opinion avait été reprise par SNODGRASS (1947). En fait, il n'existe pas de ligne de rupture de la chitine sur les régions occipitales et postoccipitales. TUXEN (1949*b*, 1958*a*) a montré que l'exuviation se faisait selon une ligne parallèle à la marge du foramen occipital, en arrière de ce dernier, à travers la membrane collaire. Ce type de mue n'est pas particulier aux Protoures. Il rappelle celui des Myriapodes et des Collemboles.

Pour BERLESE, le postocciput, qu'il appelait vertex, appartenait au somite VI, le labial. FRANÇOIS (1959) fait passer la limite labio-protboracique dans le plan du foramen occipital, et TUXEN (1964) considère le postocciput comme appartenant au segment labial, et recevant des muscles prothoraciques. Pour TUXEN, la suture postoccipitale n'a pas de valeur morphologique. Selon lui, le fait que chez *Acerentomon* la suture passe par les embases des poils indique que l'on se trouve sur un sclérite et non sur ses marges. On remarquera que cela n'est pas le cas d'*Eosentomon*, et nous avons montré qu'il s'agissait de la même suture. Cette suture postérieure a été appelée occipitale par PRELL, postoccipitale par DENIS (1949) et FRANÇOIS (1959). Les problèmes qui se posent à propos de la région postoccipitale sont de deux ordres : d'une part, à quels métamères se rattachent les territoires postérieurs de l'epicranium et du collum? D'autre part, on sait que chez les Insectes il existe deux sutures : la suture occipitale et la suture postoccipitale. La question se pose de savoir à laquelle des deux correspond la suture des Protoures.

L'étude de la musculature céphalo-thoracique et collaire va nous fournir des indications.

a. Régions tergales.

Les Protoures possèdent sur les mésonotum et métanotum un apodème sagittal, appelé bandelette sagittale par PRELL, apodème longitudinal thoracique par BERLESE. Il est bien développé chez *Eosentomon*, réduit chez les *Acerentomon*. (FRANÇOIS 1964); BERLESE et PRELL (1913*a*) indiquent l'existence de muscles pédieux dorso-ventraux, allant du tergite au coxa, et divisés en deux groupes. Selon BERLESE, *ce* sont les dorso-ventraux protracteurs antérieurs [dvp] et les dorso-ventraux rétracteurs postérieurs [dvr]. Ces faisceaux antérieurs et postérieurs correspondent aux muscles tergal promotor [I] et tergal remotor [J] du schéma de SNODGRASS (1935).

Nous allons retrouver le schéma musculaire des mésotborax et méthatorax dans la région prothoracique et collaire. Les figures 15 et 16 montrent que les muscles moteurs coxo-dorsaux se subdivisent en deux groupes : un antérieur et un postérieur. Le groupe postérieur est représenté par le muscle noté [tpd3], (fig. 15, 16), c'est un muscle tergo-pédieux originaire du pronotum et s'insérant sur la marge dorsale coxale.

Le groupe antérieur est représenté par les muscles [tpd1 et 2]. Selon BERLESE, les muscles [dvp] et [dvr] prennent leur origine sur l'apodème sagittal. C'est également le cas du muscle [tpd2].

Ces faits nous permettent d'homologuer les muscles [tpd3] aux muscles [dvr] de BERLESE, au muscle [J] de SNODGRASS, et les muscles [tpd1 et 2] aux muscles [dvp] de BERLESE, au muscle [I] de SNODGRASS. Nous

Source : MNHN, Paris

attribuons les muscles dorso-ventraux moteurs d'un appendice au même segment que l'appendice, chez les Insectes. On est en droit d'interpréter l'apodème sagittal postoccipital comme un phragme tergal. Ses faces latérales, lieu d'origine du muscle [tpd1], (fig. 15) appartiennent au métamère prothoracique. Les muscles allant au coxa prothoracique ne sont sans doute pas intersegmentaires. Cette appartenance d'une partie de la capsule céphalique à un segment thoracique doit être soulignée. Elle nous permet d'interpréter le muscle [sdp], (fig. 15 et 16). C'est un muscle segmentaire appartenant entièrement au prothorax, puisqu'il va ventralement au plexus, c'est-à-dire à la limite labio-prothoracique. Il est peut-être homologue aux muscles dorso-ventraux intersegmentaires courts postéro-antérieurs [ts] de BERLESE qui semblent en fait des faisceaux dorso-ventraux tergo-spinaux segmentaires.

Nous avons établi qu'il existe un territoire tergal dorsal prothoracique annexé à la capsule céphalique. Il en résulte que le collum dorsal est entièrement prothoracique. La large membrane collaire dorsale doit alors être interprétée comme un territoire d'origine tergale fortement désclérifié, peut-être en raison du rôle particulier des pattes prothoraciques, qui possèdent en raison de la faiblesse des sclérifications dorsales, une grande mobilité des coxas.

b. Régions latérales et ventrales.

L'origine du muscle [dvlb], (fig. 11, 13) définit un territoire labial. Les muscles [sv] d'*Eosentomon* dont l'insertion se fait sur un endosternite labial (fig. 11, 15), innervés par le nerf intercalaire, sont comparables aux muscles tentorio-ventraux [mTv] décrits par DENIS (1928) chez le Collembole *Anurida*, aux muscles suspenseurs dorso-ventraux postérieurs du Collembole *Tomocerus* et aux muscles suspenseurs ventraux du Diploure *Campodea* décrits par MANTON. Les muscles [sv] indiquent chez les Protoures un territoire labial collaire. Le muscle [sv] d'*Acerentomon* (fig. 16), ayant la même insertion et recevant une innervation identique, est à rapporter au segment labial. Il en est de même pour le muscle [sl], (fig. 16, 17). Ainsi la membrane collaire latérale et ventro-latérale est labiale, ainsi que les marges latérales postoccipitales de l'épicranium. On est en droit d'attribuer la portion proximale du collum ventral au segment labial. Une conséquence immédiate est l'attribution de la linea ventralis des Protoures au domaine labial exclusivement, contrairement aux Collemboles où la linea ventralis s'étend fort loin sous le thorax et l'abdomen.

La suture parcourant la région postoccipitale ne coïncide donc avec la limite labio-prothoracique que pour sa partie dorsale. Chez *Acerentomon*, le ligament maxillaire [lMx], (fig. 4) et le muscle [sl], (fig. 16) prennent leur origine au-dessus de cette suture. La limite labio-maxillaire passant entre le ligament et le muscle [sl] ne coïncide pas non plus avec la suture.

Si les parois latérales sont à rapporter au segment labial, il est possible d'attribuer les origines des muscles [dv1] et [dv2] au même segment, ce que confirme leur innervation par le nerf intercalaire. Ce sont donc des intersegmentaires dorso-ventraux labio-prothoraciques, homologues aux muscles dorso-ventraux intersegmentaires courts [dsv] décrits par BERLESE dans le thorax et l'abdomen.

Le muscle [sda], (fig. 15, 16, 17, 18) semble comparable aux suspenseurs dorsaux-postérieurs connus chez les Collemboles. Il serait homologue aux muscles [dsu] de BERLESE, intrasegmentaires. Dans ces conditions, si l'on admet que le muscle [sda], innervé par le nerf intercalaire, appartient entièrement au segment labial, il faut admettre que la limite labio-maxillaire passe très en avant de la suture postoccipitale.

Cas des longitudinaux dorsaux : ce sont les muscles [ld], (fig. 15, 16). Il sont insérés très en avant de la suture postoccipitale et des muscles [dv1] et [dv2]. Les longitudinaux dorsaux sont donc des muscles intersegmentaires labio-prothoraciques. Leur appartenance labiale est confirmée par l'innervation reçue de la branche dorsale du nerf intercalaire. On peut les interpréter comme résultant de la réunion de deux muscles longitudinaux, un labial antérieur et un prothoracique. La branche collaire [ldc], (fig. 15, 16), se rendant au collum dorsal est vraisemblablement prothoracique. La branche endosternale [lde], (fig. 15) d'*Eosentomon*, se rendant aux bras postérieurs de l'endosquelette, doit être labiale pour sa plus grande partie.

c. Limite labio-prothoracique.

Il résulte de tout cela que la limite prothoraco-céphalique passe dorsalement entre l'apodème sagittal et le muscle [dv2]. Latéralement, elle rejoint la marge épicrâniale pour passer sur la membrane collaire en

Source : MNHN, Paris

arrière des muscles [sv]. Intérieurement elle coïncide avec le plexus céphalique. Cette limite ne coïncide ni avec la suture postoccipitale, ni avec le plan du foramen occipital. Il s'est donc produit chez les Protoures une incorporation de la partie dorsale du segment prothoracique à la capsule céphalique. Ce fait a été démontré chez les Collemboles par Denis (1928) et chez les Thysanoures par Chaudonneret (1950) et Bitsch (1963*b*).

d. Suture postoccipitale.

Les Protoures ont une suture transverse, parallèle à la marge du foramen occipital. On sait qu'il existe, chez les Insectes Orthoptéroïdes en particulier, deux types de suture parallèles à la marge du foramen occipital, les sutures occipitales et postoccipitales. On peut se demander à quelle suture rattacher celle des Protoures.

La suture occipitale, ou suture « archicéphalique » de Crampton (1928) serait chez les Insectes Orthoptéroïdes, à peu près à la limite mandibulo-maxillaire. Cette opinion classique n'est pas admise par nombre de morphologistes. Snodgrass (1928) fait remarquer que les diverses sutures, à part la suture postoccipitale, ne semblent pas avoir de relation avec la métamérisation primitive. Cette opinion a été reprise par Chaudonneret (1950), qui, étudiant le Tbysanoure *Thermobia*, soutient que « aucune suture ne correspond à une ligne morphologique ». Ajoutons que pour Kesley (1954) cette suture représenterait la suture pleurale du segment mandibulaire; pour Wada (1966), elle serait entièrement mandibulaire, et intrasegmentaire.

La suture postoccipitale est considérée classiquement comme représentant la limite intersegmentaire entre les métamères maxillaires et labiaux. C'est l'opinion de Snodgrass (1935), Strenger (1952) Tuxen (1963*c*), Matsuda (1965). A la suite de leurs études embryologiques, Riley (1904) et Smreczynski (1932) admettent également cette opinion. Par contre, Ferris (1942) la tient pour intersegmentaire mandibulo-maxillaire, et Kesley (1954), à la suite de Comstock et Kochi (1902) l'interprète comme la suture pleurale du segment maxillaire. Wada (1966) considère la suture postoccipitale comme en partie intersegmentaire et Chaudonneret (1950) admet qu'elle représente une limite en partie prothoraco-labiale, et en partie labio-maxillaire. Cette dernière interprétation semble posséder quelque valeur, car elle permet de tenir compte à la fois des insertions des muscles dorsaux prothoraciques, et de la position de l'articulation labiale.

Si l'on tient compte du fait que le postocciput dorsal des Protoures est prothoracique, il semble préférable d'appeler la suture postérieure des Protoures postoccipitale, en remarquant que latéralement, elle ne coïncide pas avec la limite labio-maxillaire. La suture postoccipitale des Protoures n'aurait donc pas exactement la valeur métamérique de celle des Thysanoures Lépismatides et des Ptérygotes.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

LE SYSTÈME NERVEUX

Nos connaissances sur le système nerveux des Protoures reposent essentiellement sur les données contenues dans la « Monografia » de BERLESE. Aux descriptions de BERLESE, qui a étudié seulement le genre *Acerentomon*, il faut ajouter deux brèves études, dues à RIMSKY-KORSAKOW (1911*b*) portant sur *Eosentomon transitorium*, et à HANSTRÖM (1940) portant sur *Acerentulus trägardhi* et *Eosentomon transitorium*. Ces deux auteurs n'apportent aucune précision nouvelle par rapport au travail de BERLESE, et les études de RIMSKY-KORSAKOW sur la chaîne nerveuse des *Eosentomon* sont trop sommaires pour être utilisables par un morphologiste. Récemment, le système nerveux rétrocérébral a été décrit par FRANÇOIS (1965). On ne tiendra pas compte des descriptions fantaisistes de SCHEPOTIEFF (1909, 1910).

Le système nerveux céphalique des Protoures a donné lieu à des interprétations diverses, de la part de DENIS (1928, 1949), TUXEN (1931*b*), FRANÇOIS (1959), EWING (1940), HILTON (1936) et HORRIDGE (1965). Ces interprétations ne concordent guère entre elles, ce qui s'explique par l'insuffisance et l'imprécision de nos connaissances sur les Protoures. Il était donc nécessaire de redonner une description précise du système nerveux, avant d'interpréter les formations nerveuses.

A. LE SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

I. Eosentomon transitorium

1. Cerveau :

Le cerveau [C] (fig. 20, 21, A), d'*Eosentomon*, et d'une manière générale, celui des Protoures, comme en font foi les figures de BERLESE, occupe une position très postérieure. Il occupe, d'une part, la région occipitale et postoccipitale céphalique, et, d'autre part, il envahit la cavité dorsale prothoracique et mésothoracique.

La masse nerveuse syncérébrale (l'emploi de ces termes sera justifié dans le paragraphe III) se subdivise en :

— une masse centrale proto et deutocéphalique logée dans la capsule céphalique, dans la région occipitale en arrière des glandes maxillaires médianes;

— deux bilobations : les lobes protocéphaliques dorsaux [ldP] (fig. 20, 21 A), logés dans la région postoccipitale dorsale, et les lobes protocéphaliques ventraux [lvP], (fig. 20, 21, A). Ces derniers forment deux volumineuses masses pyriformes, accolées l'une contre l'autre dans le plan sagittal, et s'étendant fort loin dans le thorax sous la membrane collaire et les tergites prothoraciques et mésothoraciques. Ces lobes se relient à la masse centrale par deux pédoncules. L'allongement de ces lobes et leur étranglement au niveau du collum a été observé par RIMSKY-KORSAKOW (1911*b*).

La masse nerveuse centrale est profondément échancrée sur sa face ventrale par un profond sillon sagittal, s'étendant sur toute sa longueur, depuis les lobes ventraux jusqu'au collier. Le fond de ce sillon est parcouru par le muscle suspenseur dorsal postérieur et le muscle fléchisseur crânial de la lacinia.

Le cerveau est recouvert d'un cortex (fig. 20), inégalement réparti : il recouvre la plus grande partie des lobes ventraux, alors qu'il occupe seulement la face ventro-latérale des lobes dorsaux. On le retrouve autour des racines dorsales du ganglion frontal [rdGF] (fig. 20), et au-dessus du nerf du pseudoculus. La couche corticale des lobes ventraux (fig. A) est très épaisse à leur extrémité postérieure. La masse médiane protocéphalique et deutocéphalique, les crurae sont dépourvus de cellules ganglionnaires.

En arrière des lobes ventraux protocéphaliques logés dans le thorax se trouve une masse de tissu adipeux, observée par SCHEPOTIEFF et RIMSKY-KORSAKOW.

Source : MNHN, Paris

a. Protocerebrum.

On attribuera au protocerebrum [P] (fig. 20, 21), une grande partie de la masse centrale, et les bilobations dorsales et ventrales. Pour nous, les lobes protocérébraux sont quadrilobés, les ventraux prenant un développement considérable.

En passant des lobes cérébraux logés dans le thorax aux portions céphaliques de la chaîne nerveuse, on rencontre successivement à l'intérieur du système nerveux central d'arrière en avant :

— les corpora pedunculata [cp], (fig. A) : ils sont placés à l'intérieur des lobes ventraux. Les globuli sont placés à l'extrémité postérieure des lobes ventraux, sur leur face latéro-externe. Le faisceau neuropilaire du pedunculus parcourt horizontalement le lobe ventral protocéphalique, en position latéro-externe. Il se termine au niveau de l'étranglement des lobes ventraux, sans division de ses racines;

— pont protocérébral [pp] : logé en arrière de la masse ventrale, il est fortement arqué, subdivisé en cinq glomérules;

— corps central [cce] (fig. A, C) : c'est une masse de fibres horizontales, non subdivisée, et légèrement arquée vers le bas. Logé à peu près au milieu de la masse centrale syncérébrale, il est surmonté d'un corps médial [cm] (fig. C);

— lobes accessoires [lac] (fig. C) : ils flanquent de chaque côté le corps central. Les lobes accessoires (Nebenlappen) sont volumineux; ils envoient latéralement des fibres au corps central, et sont reliés entre eux par une commissure transverse passant au-dessous du corps central.

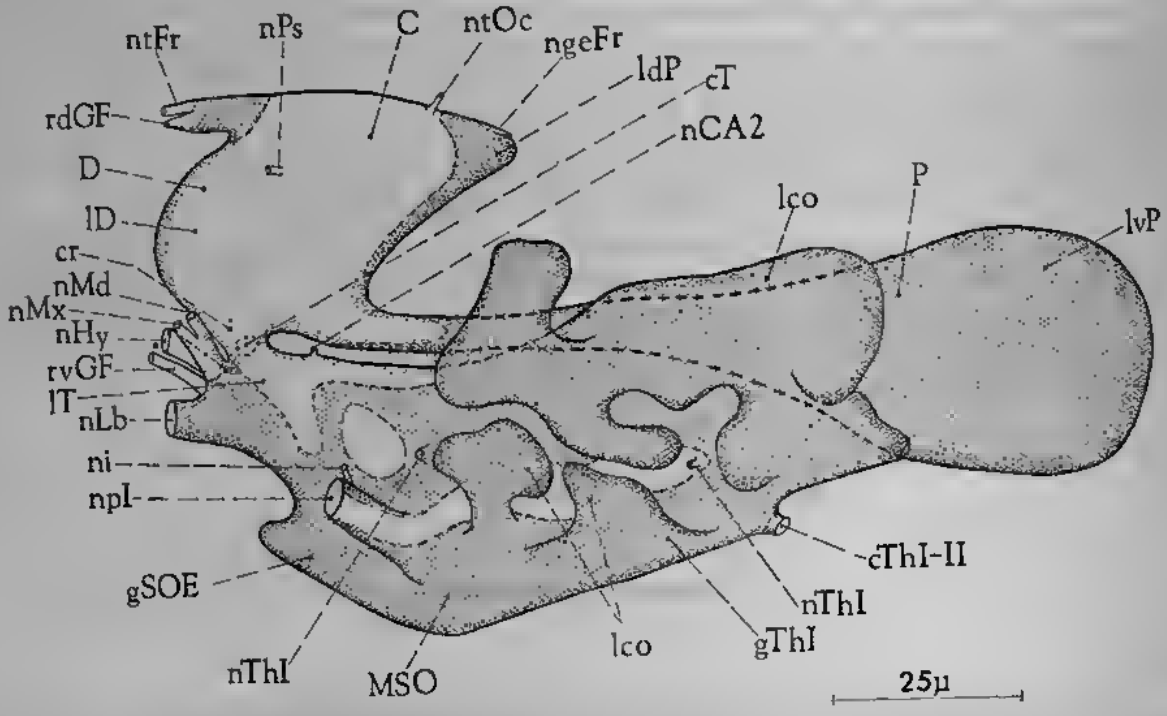

FIG. 20. — *Eosentomon :* système nerveux central, vue latérale, (en pointillé : cortex)

b. Deutocerebrum.

Le deutocerebrum [D], (fig. 20, 21) occupe la région antérieure cérébrale. Il comprend deux lobes [lD], (fig. 20) saillants vers l'avant, au-dessus des crurae. Ces deux lobes sont séparés par un sillon vertical prolongeant l'espace compris entre les crurae. Le deutocerebrum est pratiquement dépourvu de cortex.

Au-dessus de la jonction du cerveau avec les crurae, à l'intérieur des lobes deutocéphaliques se trouve un groupe de quelques glomeruli, entre lesquels existent des fibres commissurales en arc de cercle.

c. Nerfs issus du cerveau.

D'arrière en avant, on rencontre successivement :

— nerf de la glande épidermique frontale [ngeFr] (fig. 20, 21) : sortant dorsalement de la masse protocérébrale, il se recourbe vers le bas pour innerver la glande épidermique frontale;

— nerf tégumentaire occipital [ntOc] (fig. 20, 21) : ce nerf latéral innerve le tégument de la région occipitale et postoccipitale, ainsi que la trachée;

— nerf de l'organe postantennaire, ou pseudoculus [nPs], (fig. 20), issu des faces latérales du protocerebrum, il se dirige obliquement vers l'avant, en passant le long de l'apodème stipital;

Source · MNHN, Paris

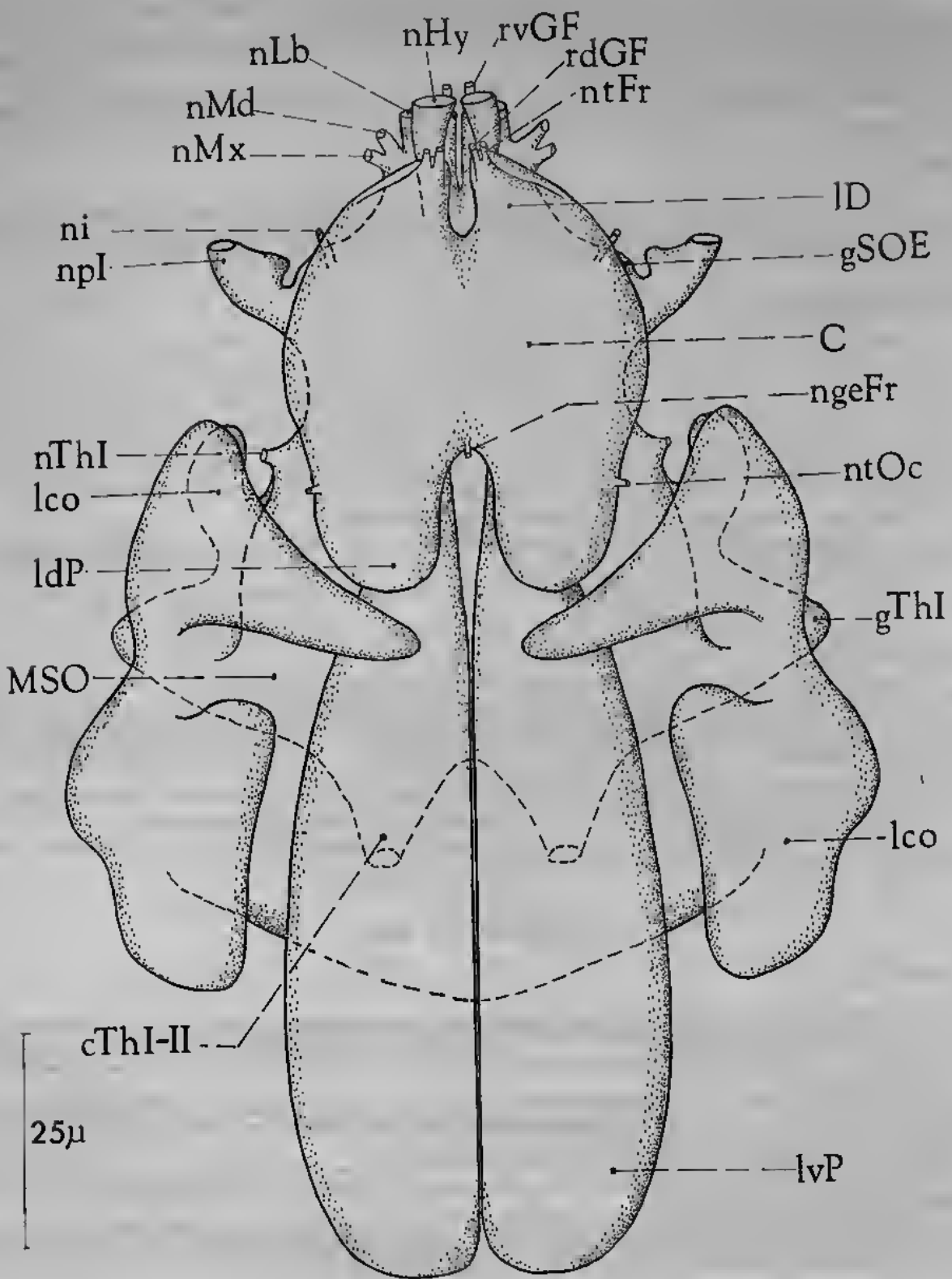

FIG. 21. — *Eosentomon* : système nerveux central, vue dorsale

Source : MNHN, Paris

— racines dorsales du ganglion frontal [rdGF] (fig. 20, 21) : une paire de nerfs se dirigeant horizontalement sous la paroi frontale vers le ganglion frontal, en passant entre les glandes maxillaires médianes;

— nerf tégumentaire frontal [ntFr] (fig. 20, 21) : sortant du cerveau à côté des racines dorsales du ganglion frontal, ils desservent la paroi clypéo-frontale. Comme le nerf [ntOc], ils doivent être purement sensitifs;

— nerfs cardiaques [nca] (fig. C) : ils naissent de la face ventrale protocérébrale, au fond du sillon ventral. On en reparlera dans le paragraphe consacré aux corps cardiaques.

En avant se trouvent les connectifs reliant le cerveau à la masse sous-œsophagienne. Aucun nerf ne sort des lobes ventraux protocéphaliques.

2. Collier périœsophagien.

Le cerveau est relié à la masse sous-œsophagienne par une paire de crurae [cr] (fig. 20), légèrement inclinés vers l'arrière, et reliés entre eux par une commissure : la commissure tritocéphalique [cT], (fig. 20), qui touche presque la masse sous-œsophagienne. La commissure tritocéphalique ainsi que les connectifs péripharyngiens sont dépourvus de cortex chez *Eosentomon*.

3. Masse sous-œsophagienne.

Comme le cerveau, la masse sous-œsophagienne [MSO] (fig. 20), est très volumineuse. Elle occupe une position entièrement prothoracique, étant logée au-dessus de la membrane collaire ventrale et du sternite prothoracique. Elle est plus courte que le cerveau, car elle ne dépasse pas la limite ventrale entre prothorax et mésothorax, alors que le cerveau s'étend sous le tergite mésothoracique.

Chez *Eosentomon*, la masse sous-œsophagienne se caractérise par le grand développement du cortex, qui forme des lobations [lco] (fig. 20, 21), s'insinuant entre les divers faisceaux musculaires et les endosternites prothoraciques; il envahit les espaces restés libres entre les lobes ventraux protocéphaliques et les glandes médianes maxillaires. La figure 20 montre l'extension de ce cortex sous-œsophagien. Sur les coupes sagittales, on voit le cortex ventral s'épaissir fortement au milieu de la masse sous-œsophagienne (fig. A). La première masse neuropilaire possède trois commissures transverses, et la masse neuropilaire postérieure une seule.

Les nerfs issus de cette masse sous-œsophagienne sont, d'avant en arrière :

— nerf hypopharyngien [nHy] (fig. 20, 21), chaque nerf hypopharyngien naît à l'avant de la masse sous-œsophagienne, de chaque côté du plan sagittal.;

— racines ventrales du ganglion frontal [rvGF] (fig. 20, 21) : les racines ventrales apparaissent au même niveau que les [nHy], en-dessous de ceux-ci;

— nerfs gnathaux : ils sont issus d'un tronc commun, d'où sortent de haut en bas les nerfs mandibulaires [nMd] (fig. 20, 21), maxillaires [nMx], (fig. 20, 21) et labiaux [nLb] (fig. 20, 21);

— nerf intercalaire [ni] (fig. 20) : le nerf intercalaire sort de la masse sous-œsophagienne en avant du nerf appendiculaire [npI]. Remontant vers l'avant le long de la masse sous-œsophagienne, il innerve les muscles [tpd1] et [lv2]. Il se scinde en deux branches. La branche antérieure remonte le long du muscle [stpd] en innervant les muscles [lv3] [1d] et [stpd]; arrivée au plexus céphalique, elle innerve les muscles [tsil], [sdp] et [sda]. La branche postérieure innerve les muscles [ldc], [tpd2], [dv2], et l'extrémité de la glande latérale labiale;

— nerf appendiculaire prothoracique [npI] (fig. 20, 21) : il se dirige vers l'avant et pénètre dans le coxa prothoracique;

— nerfs prothoraciques [nThI] (fig. 20, 21) : ils sortent latéralement de la masse sous-œsophagienne;

— nerfs allates 2 [nCA2] (fig. 20), de la région dorsale de la masse sous-œsophagienne, en arrière du plexus céphalique sortent une paire de nerfs courts remontant vers les corps allates (fig. 29).

II. Acerentomon affine

1. Cerveau.

Le système nerveux central d'*Acerentomon* occupe sensiblement la même position et sa forme est à peu près identique à celle d'*Eosentomon;* il diffère du genre précédent par des détails. Le système nerveux céphalique d'*Acerentomon* est d'une manière générale moins étiré vers l'arrière que celui d'*Eosentomon;* en particulier, les lobes protocéphaliques ventraux ne dépassent pas le niveau de la limite entre prothorax et mésothorax.

En plus des lobes dorsaux protocéphaliques [ldP] (fig. 22, 23) postoccipitaux et des lobes ventraux protocéphaliques [lvP] (fig. 22, 23), placés dans le thorax, le cerveau d'*Acerentomon* possède deux lobes latéraux protocéphaliques [llP] (fig. 22, 23); entre ces lobes latéraux et la masse centrale syncérébrale passent les muscles [dv2].

Les lobes ventraux [lvP] (fig. 22, 23), sont plus massifs que ceux d'*Eosentomon*. En coupe transverse, ils ont la forme de deux demi-cercles accolés par leur face plane. Entre chaque lobe passe l'aorte, et en dessous, l'œsophage. En arrière se trouve une masse importante de tissu adipeux mésothoracique.

La couche corticale est beaucoup plus développée que chez le genre précédent; elle s'étend sur la plus grande partie du cerveau, et l'on ne trouve qu'une lacune au niveau de l'insertion des lobes ventraux (fig. 22). La couche corticale très épaisse sur les lobes ventraux protocéphaliques s'amincit au niveau de la masse médiane cérébrale.

a. Protocerebrum.

Les éléments constitutifs observés chez *Eosentomon* se retrouvent chez *Acerentomon*.

Source : MNHN, Paris

On rencontre successivement d'arrière en avant :

— corpora pedunculata [cp] (fig. B) : leur position est identique à l'intérieur des lobes ventraux;

— pont protocérébral (fig. 28, B) : il possède 5 lobations, et il est placé comme celui d'*Eosentomon* à l'arrière du cerveau;

— corps central (fig. 28, B) : à la différence de celui du genre précédent, il est divisé en huit masses glomérulaires, observées par BERLESE et HANSTRÖM.

Il ne semble pas exister de corps médial. Le corps central lobé rappelle celui des Collemboles, des imagos d'Odonates et celui des Orthoptéroïdes (HANSTRÖM, 1940).

Lobes accessoires : ils rappellent ceux d'*Eosentomon*, et sont reliés par une commissure passant sous le corps central.

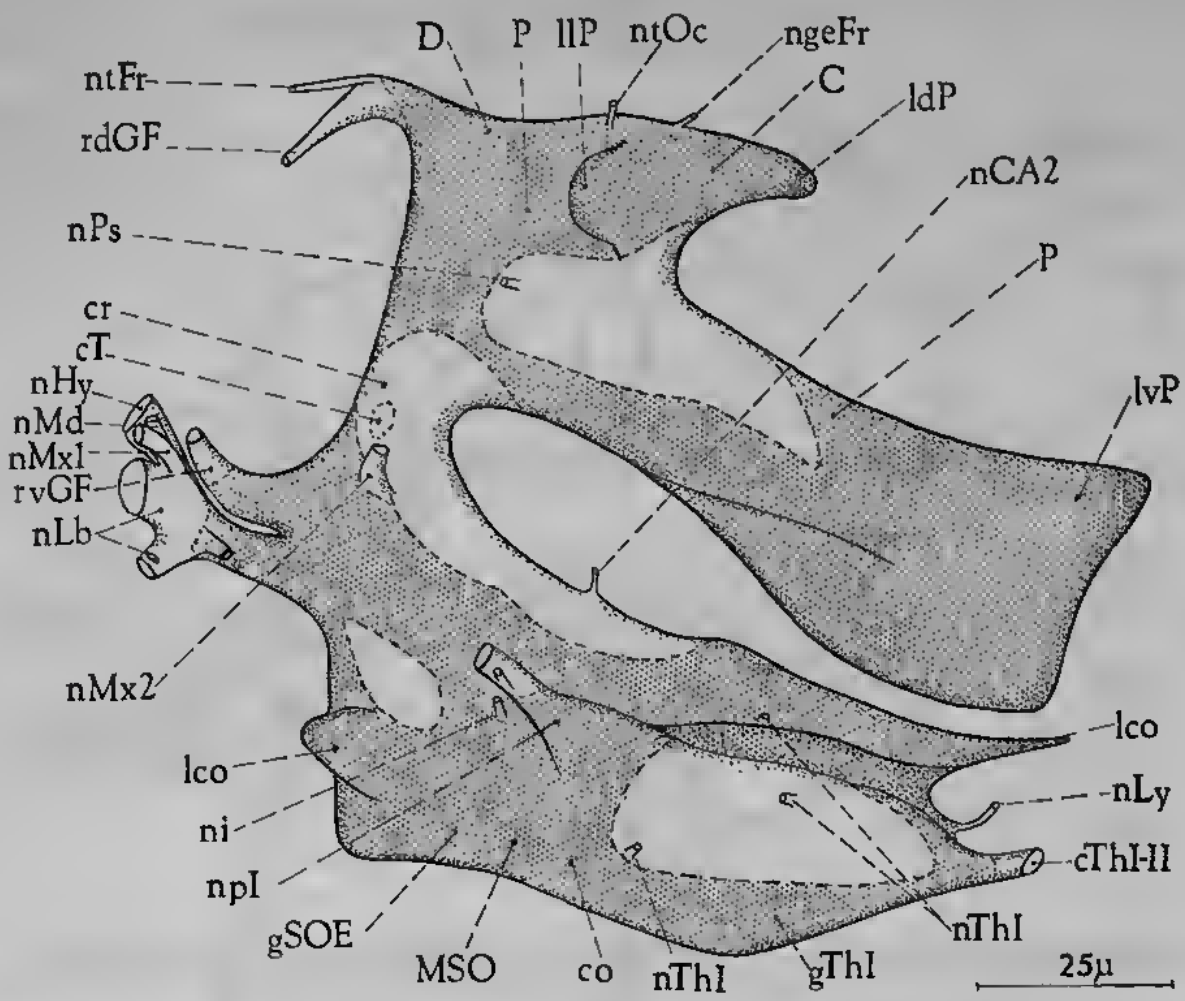

FIG. 22. — *Acerentomon* : système nerveux central, vue latérale (en pointillé : cortex)

b. Deutocerebrum.

Occupant la même position que celui d'*Eosentomon*, en avant du syncerebrum, il possède un cortex presque continu, et des glomeruli plus nombreux.

c. Nerfs issus du cerveau.

Nerf de la glande épidermique frontale [ngeFr] (fig. 22, 23) : la glande épidermique frontale est innervée par un court nerf médian. Cette glande dont on a décrit dans le chapitre I l'orifice, est logée au-dessus du cerveau. La paroi dorsale cérébrale est creusée en cuvette, à l'intérieur de laquelle se logent les cellules glandulaires; ces dernières avaient été décrites par BERLESE sous le nom de nerfs frontaux.

Nerf tégumentaire occipital [ntOc] (fig. 22, 23) : il innerve le tégument céphalique occipital et postoccipital.

Nerf du pseudoculus [nPs] (fig. 22) : sortant latéralement des lobes protocéphaliques, il remonte vers les muscles rotateurs mandibulaires.

Source : MNHN, Paris

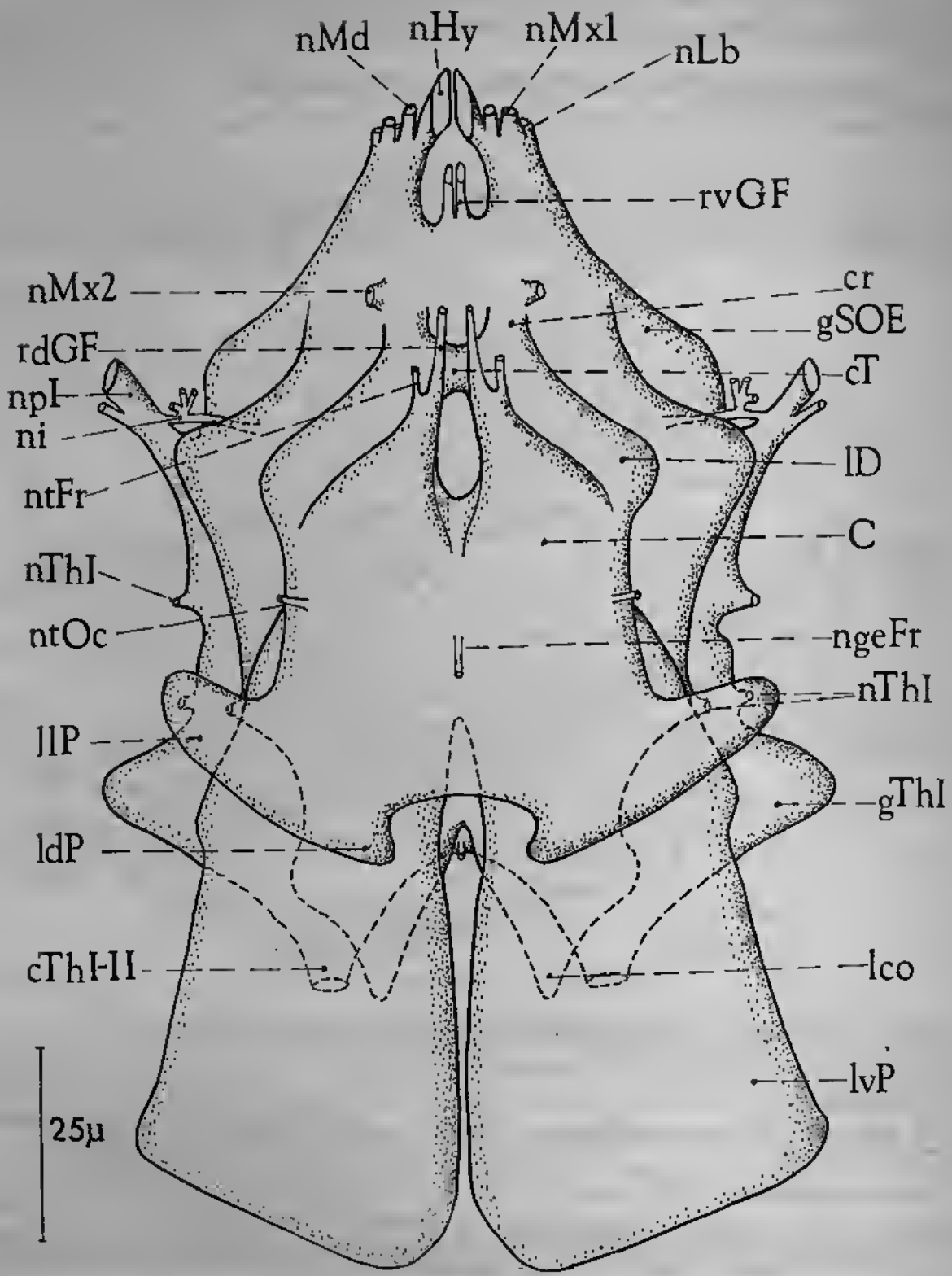

FIG. 23. — *Acerentomon* : système nerveux central, vue dorsale

Source : MNHN, Paris

Racines dorsales du ganglion frontal [rdGF] (fig. 22, 23) : ces racines, à la différence de celles d'*Eosentomon*, se dirigent obliquement vers l'avant, en passant entre les glandes médianes maxillaires.

Nerf tégumentaire frontal [ntFr] (fig. 22, 23) : son point d'émergence du cerveau, et les territoires desservis rappellent ceux d'*Eosentomon*.

Nerfs cardiaques [ncs] (fig. 28) : ils sortent au fond du sillon ventral, comme dans le genre précédent.

A la suite de BERLESE, on remarquera qu'aucun nerf ne sort de lobes ventraux protocéphaliques chez les deux genres de Protoures étudiés.

2. Collier périœsophagien.

Les crurae [cr] (fig. 22, 23) sont plus allongés que ceux d'*Eosentomon*, et relient verticalement le cerveau à la masse sous-œsophagienne. La commissure tritocéphalique [cT] (fig. 22, 23), sous-œsophagienne est placée plus haut que celle d'*Eosentomon*. Le collier périœsophagien est dépourvu de cortex chez *Acerentomon* (fig. 22).

3. Masse sous-œsophagienne.

Plus massive que celle d'*Eosentomon*, la masse sous-œsophagienne [MSO] (fig. 22, 23, 28, 13), est logée entièrement au-dessus du sternite prothoracique et du collum ventral. Elle est pourvue latéralement d'un profond sillon postérieur (fig. 22), laissant passer le muscle longitudinal ventral noté [il7] par BERLESE. Le cortex est beaucoup moins découpé que celui du genre précédent; il ne possède que deux lobations, une antérieure et une postérieure [lco] (fig. 22). Le cortex est absent sur la face dorsale antérieure, et sur une partie des faces latérales (fig. 22). Comme chez *Eosentomon*, le cortex ventral sépare la masse neuropilaire en deux parties (fig. 28 B). La première masse neuropilaire possède trois commissures intraganglionnaires [c4-6] (fig. 28); la seconde masse, une seule [c7] (fig. 28).

Nerfs issus de la masse sous-œsophagienne :

On rencontre successivement d'avant en arrière :

— racines ventrales du ganglion frontal [rvGF] (fig. 22, 23), sortant apicalement de la masse sous-œsophagienne.

Les nerfs desservant le ganglion hypopharyngien ainsi que les nerfs gnathaux sortent d'un tronc commun. De haut en bas de ce tronc apparaissent : les nerfs hypopharyngiens [nHy] (fig. 22, 23), mandibulaires [nMd] (fig. 22, 23), le premier nerf maxillaire [nMx1] (fig. 22, 23), et le nerf labial [nLb] (fig. 22) :

— nerf maxillaire 2 [nMx2] (fig. 22), observé par BERLESE : il sort latéralement, au-dessous de la commissure [cT];

— nerf intercalaire : il se détache latéralement, en avant du nerf appendiculaire prothoracique. Après une anastomose avec le nerf [np1], il remonte le long de la masse sous-œsophagienne en innervant les muscles [dv1], [sl] et [sv]. Il se scinde au niveau du plexus musculaire céphalique en deux branches : une dorsale, innervant les muscles [ld] et [tpd2], et une ventrale, innervant les muscles du plexus musculaire [tsil], [stpd], [sda] et [sdp], [lv3], le muscle [dv2] et plus ventralement, les muscles [lv2] et [lv1];

— nerf appendiculaire prothoracique [npl] (fig. 22, 23) : il dessert l'appendice prothoracique;

— nerfs prothoraciques [nThl] (fig. 22) : ils desservent le prothorax;

— nerf allate 2 [nCA2] (fig. 22) : nerf impair, sortant dorsalement de la masse sous-œsophagienne, au niveau du nerf [npl], et remontant vers le corps allate.

III. Interprétations

En tenant compte des faits exposés et de l'anatomie comparée, il est possible de donner une nouvelle interprétation du système nerveux central des Protoures.

1. Protocerebrum.

L'anatomie comparée, en particulier les travaux de HANSTRÖM (1940) montrent qu'on peut attribuer au protocerebrum les lobes ventraux et dorsaux, ainsi que la masse neuropilaire centrale contenant le corps central, le pont protocérébral, les lobes accessoires. Le cortex contenant les cellules neurosécrétrices (FRANÇOIS 1965) est vraisemblablement protocérébral. On remarquera que BERLESE dans une note préliminaire (1908*b*, p. 114), avait considéré ces lobes comme protocéphaliques. Ils ont été portés au compte du deutocerebrum (BERLESE 1909), du tritocerebrum (TUXEN 1931*b*), et même à une portion dorso-latérale de la masse sous-œsophagienne refoulée vers le haut (DENIS 1949). On attribuera à ce neuromère les nerfs suivants :

— nerf de la glande épidermique frontale [ngeFr];

— nerf tégumentaire occipital [ntOc]. Il peut être homologué au nerf protocérébral descendant d'*Anurida* décrit par DENIS (1928) et CASSAGNAU et JUBERTHIE (1967*a*), au nerf tégumentaire protocérébral

Source : MNHN, Paris

[illegible] décrit par CHAUDONNERET (1950). Ces nerfs sont probablement homologues car ils ont un commun leur point de sortie et le territoire desservi, quoique les trajets ne soient pas les mêmes.

nerf protocérébraire [nPr] : ce nerf est homologue à celui qui est connu chez les Collemboles, et qui naît du protocérébrum (NASSONOW 1887, IMMS 1928, BECKER 1932, CASSAGNAU et JUBERTHIE 1967).

Le protocérébrum des Protoures semble dépourvu de lobes optiques, et de nerfs ocellaires. Aucun organe capillaire ou œil ou un ocelle n'est présent. Les observations, chez les deux genres de Protoures étudiés, n'ont pas montré d'organe frontal, rappelant celui des Thysanoures (HOLMGREN 1916, HANSTRÖM [illegible] 1940, 1951) et dont le rôle neuroendocrine, soupçonné par HANSTRÖM a été mis en valeur (CAZAL 1958).

2 Deutocérébrum.

La position du deutocérébrum est indiquée à la fois par sa place, au-dessus des cruræ, entre la commissure tritocérébrale et le corps central, et la présence de glomeruli. Il occupe la portion antérieure du cerveau. On rapportera au deutocérébrum les nerfs suivants :

– racines dorsales du ganglion frontal [rdGF] : l'émergence très dorsale des racines dorsales du ganglion frontal laisse subsister une incertitude sur la région du cerveau à laquelle se rattachent les racines dorsales. L'anatomie comparée montre que chez les Aptérygotes, il semble préférable d'attribuer les racines dorsales et leur homologue, le nervus connectivus, au deutocérébrum. Cette question sera étudiée dans le chapitre consacré au système stomatogastrique;

nerf tégumentaire frontal [nFr] : par son point d'émergence à côté des racines dorsales du ganglion frontal et les régions innervées, ce nerf est homologue au nerf tégumentaire [z] décrit chez les Poduromorphes par DENIS, CASSAGNAU et JUBERTHIE. Il ne fait guère de doute que par sa sortie très antérieure hors du cerveau, ce nerf soit deutocérébral. On peut, avec prudence, songer à l'homologuer au nerf deutocérébral postérieur des soies frontales [sF] décrit par CHAUDONNERET, chez *Thermobia*; il semble qu'il ne soit pas homologue au nerf tégumentaire deutocérébral [ndy] des Machilides décrit par BITSCH, ce dernier desservant un territoire très différent.

Ajoutons que l'on ignore la présence de nerfs tégumentaires chez les Diploures, nerfs qui doivent probablement exister.

Le deutocérébrum des Protoures est, par rapport au protocérébrum, réduit, ce qui ne saurait surprendre chez les Insectes ayant secondairement perdu leurs antennes. Il occupe une position très antérieure, et n'est pas logé dorsalement comme le pensaient DENIS et TUXEN, ou dans les volumineux lobes ventraux, comme le pensait BITSCH. Cette dernière interprétation était surprenante, car elle admettait un deutocérébrum de très grande taille chez des Insectes ayant perdu leurs antennes.

3 Tritocérébrum.

La position du tritocérébrum est indiquée à la fois par sa commissure [cT], les racines ventrales du ganglion frontal [rvGF], et les masses glomérulaires placées à la base du collier, et reliées par la commissure [cT].

Classiquement, le tritocérébrum est le centre des « antennes » [a2] disparues chez les Insectes, mais qui apparaissent sous forme d'ébauches fugitives chez les embryons. On les connaît chez les Collemboles (WHEELER 1893, UZEL 1898, PAWLOWSKY 1912b, HAGEN et CARAYON 1963, BRUCKSOMER 1966), chez les Diploures (UZEL 1898, SILVESTRI 1933b), chez les Thysanoures (HEYMONS 1895a), pour ne citer que des Aptérygotes.

On rapportera au tritocérébrum la commissure [cT], qui est entre les cruræ. Cette commissure est homologue à la commissure [c2] des Thysanoures (CHAUDONNERET, BITSCH), commissure qui est chez les Diploures (HANSTRÖM 1940) et chez les Collemboles (CHAUDONNERET 1950, BRUCKSOMER 1966) entourée à l'intérieur de la masse sus-œsophagienne. La commissure [cT] est homologue à la commissure [SK] des Dictyoptères. On rapportera la commissure [cd] au système du ganglion frontal. Ajoutons qu'une opinion différente a été soutenue par CHAUDONNERET, qui rapporte la commissure [cd] au tritocérébrum, la commissure [cT] étant tritocérébrale. On reparlera de la valeur des commissures [cT] et [cd] des Protoures dans le chapitre consacré au système nerveux stomatogastrique.

Source : MNHN, Paris

Dans les travaux classiques de Viallanes (1887*a*, 1887*b*, 1893), Saint-Remy (1890), Holmgren (1909, 1916), Snodgrass (1928, 1935), Hanström (1940), Weber (1933, 1952, 1954), Bullock et Horridge (1965) etc., les racines ventrales du ganglion frontal, ou nerfs labro-frontaux, sont rapportés au tritocerebrum. Une opinion différente a été soutenue par Denis (1928), Chaudonneret (1950) qui ont divisé les centres tritocéphaliques en deux parties : une dorsale tritocéphalique [s.str.], dont dépendent les [A2] chez les Crustacés, et une ventrale superlinguale, ou rostrale dont dépendent les racines ventrales du ganglion frontal. Ces racines seraient rostrales pour Denis, tritocéphalo-rostrales pour Chaudonneret. Nous estimons qu'une étude très précise des centres nerveux indiquant en particulier la position des neurones et des trajets des axones que ce soit avec les méthodes d'imprégnation métallique ou avec les colorants vitaux tels que le bleu de méthylène est nécessaire. A notre connaissance, elle n'a pas encore été entreprise chez les Aptérygotes.

On peut se demander si la commissure [cT] des Protoures est rostrale, si l'on suit l'opinion de Denis., ou tritocéphalique si l'on suit l'opinion des auteurs classiques. A la suite de Bitsch (1963*b*), on considèrera la commissure [c1] comme une pseudo-commissure, n'ayant pas valeur de commissure tritocéphalique. Dans ces conditions, il semble préférable, à la suite des auteurs classiques, de rapporter la commissure [cT] des Protoures au centre tritocéphalique, plutôt qu'au centre rostral. La commissure [cT] des Protoures est homologue à la commissure [c2] des Thysanoures, qui est incluse dans la masse sous-œsophagienne chez les Collembholes et les Diploures (Hanström 1940, Chaudonneret 1950, Bruckmoser 1965). On s'en tiendra donc à l'opinion classique, en considérant les racines ventrales du ganglion frontal, ou nerfs labro-frontaux, comme dépendant des centres tritocéphaliques.

On a dit que les racines ventrales chez les Protoures sortaient de l'avant de la masse sous-œsophagienne. Ces faits montrent que le tritocerebrum des Protoures est encore en grande partie dans la masse sous-œsophagienne; sa remontée est amorcée, ce qui est indiqué par la libération de la commissure [cT] hors de la masse sous-œsophagienne. Chez les Thysanoures, cette remontée est encore plus accentuée, les centres tritocéphaliques ayant passé en position paraœsophagienne. Chez les Ptérygotes, le tritocerebrum s'accole à la face dorsale de syncerebrum, donnant le syncerebrum au sens d'Hanström (1928, 1940), le syncerebrum secondaire au sens de Weber (1952).

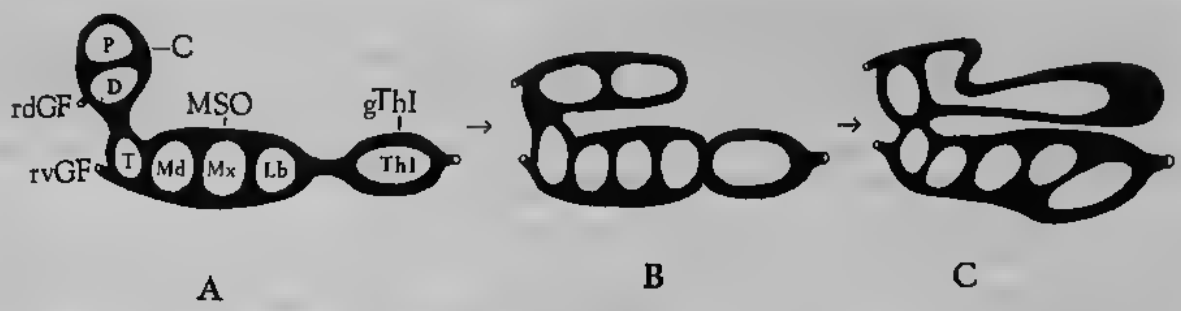

Fig. 24. — Schéma du système nerveux central des Protoures montrant l'évolution de la chaîne nerveuse et la position des neuromères.

4. Masse sous-œsophagienne.

A la suite de Berlese, les auteurs s'accordent pour écrire que la masse sous-œsophagienne [MSO] des Protoures résulte de la soudure d'un ganglion sous-œsophagien avec le ganglion prothoracique. La masse sous-œsophagienne [MSO], (fig. 24, 28) est composée de cinq neuromères : le tritocéphalique, les trois gnathaux, et le prothoracique. Le ganglion sous-œsophagien [gSOE], (fig. 24, 28) comprend quatre commissures : la commissure [cT], tritocéphalique, et les commissures [c4-6], mandibulaires [c4], maxillaires [c5] et labiales [c6]. Le ganglion prothoracique [gThI,] (fig. 28) comprend la commissure [c7], prothoracique. La limite entre le ganglion sous-œsophagien [gSOE] et le ganglion prothoracique est nettement indiquée par la saillie du cortex ventral (fig. 28, A, B). Les figures 28, A, B montrent que cette limite est inclinée vers l'avant, et que le ganglion labial tend à chevaucher le ganglion prothoracique. Le nerf de Leydig est vraisemblablement incorporé à l'intérieur de la masse sous-œsophagienne.

Source : MNHN, Paris

Les nerfs intercalaires [ni] desservent des éléments labiaux, tels que la glande labiale chez *Eosentomon*, les muscles [sv, sl, sda], des éléments mixtes, tels que les muscles [ld], et des éléments prothoraciques, tels que les muscles [tpd1, spd]. Ces faits démontrent que le nerf [ni] est mixte, comprenant des fibres labiales et prothoraciques. formant le nerf intercalaire. L'existence de nerfs mixtes, naissant entre la masse sous-œsophagienne et le ganglion prothoracique, nerfs appelés intercalaires, jugulaires ou cervicaux, semble générale chez les Insectes. On trouvera dans la thèse de DENIS (1928) de nombreux exemples de nerfs intercalaires, recevant de l'avant des fibres labiales et de l'arrière des fibres prothoraciques. Chez les Aptérygotes, ces nerfs existent chez les Collemboles : nerfs notés [i] par DENIS (1928), [ni], par CASSAGNAU et JUBERTHIE (1967*a*); chez le Diploure *Metajapyx* : nerf 2 de BITSCH (1952); chez les Thysanoures Machilidés : nerfs [ni1 et ni2] de BITSCH (1963*b*) et chez le Lépisme *Thermobia* : nert [nint], de CHAUDONNERET (1950). Les Protoures ne possèdent qu'un seul nerf intercalaire, comme chez les Collemboles *Anurida* (DENIS), *Neanura*, *Hypogastrura*, *Tetrodontophora* (CASSAGNAU et JUBERTHIE), le Diploure *Metajapyx*, les Lépismes, à la différence du Collembole *Onychiurus* et des Thysanoures Machilidés qui en possèdent deux. Chez ces derniers, le premier nerf intercalaire dessert les muscles longitudinaux ventraux et s'anastomose avec le nerf de Leydig; le second dessert les longitudinaux ventraux et dorsaux. On peut admettre, à la suite de DENIS et de BITSCH, que, comme chez certains Collemboles, le nerf intercalaire unique des Protoures résulte de la soudure de deux nerfs intercalaires.

Cette interprétation du système nerveux central des Protoures est différente de toutes les interprétations qui ont été données. Elle a été adoptée car elle présente les avantages suivants : elle n'oblige pas à bouleverser l'ordre des neuromères, ce qu'avait fait TUXEN en faisant passer le deutocerebrum au-dessus du protocerebrum. Il n'est pas nécessaire de faire remonter le long des crurae une partie de la masse sous-œsophagienne contenant les ganglions gnathaux (DENIS 1949). Le deutocerebrum n'occupe pas un volume exagéré, relativement au protocerebrum (BERLESE). Le cerveau des Protoures est formé d'un syncerebrum primaire, au sens de WEBER (1952), comme chez les autres Aptérygotes entotrophes. La masse sous-œsophagienne comprend cinq neuromères et résulte de l'accolement d'une masse sous-œsophagienne [s.str.] et du premier ganglion thoracique.

Le cerveau des Protoures a subi une flexion vers l'arrière, d'où inversion anatomique de l'ordre des neuromères : le protocerebrum est devenu postérieur, alors que morphologiquement il est antérieur. Cette flexion a été notée par HANSTRÖM (1940) chez les Diploures, qui a souligné l'inversion de la succession des neuromères cervicaux. Elle existe également chez les Thysanoures Machilidés et les Collemboles, tout en étant moins marquée que chez les Diploures. Chez ces derniers, comme chez les Protoures le cerveau devient parallèle à la masse sous-œsophagienne, la flexion se faisant au niveau des crurae. On trouvera dans le traité de BERLESE (1909*b*) des exemples de flexion de la chaîne nerveuse céphalique.

On peut s'étonner du recul du cervesu et de la masse sous-œsophagienne dans le thorax, recul qui ne s'est pas produit chez les autres Aptérygotes. Il faut y voir sans doute une conséquence de la microcéphalie de ces Insectes. A la suite de BERLESE et RIMSKY-KORSAKOW, on remarquera que la tête des Protoures rappelle celle des larves microcéphales de Diptères ou d'Hyménoptères. Chez ces dernières comme chez les Protoures, les nerfs gnathaux sortent très en avant de la masse sous-œsophagienne, et la chaîne nerveuse a reculé dans le thorax.

La soudure entre le ganglion prothoracique et la masse sous-œsophagienne n'est pas particulière aux Protoures. On la rencontre chez divers Ptérygotes, tela que les Thysanoptères et diverses familles d'Hétéroptères. La fusion entre ganglions sous-œsophagiens et ganglions thoraciques est fréquente, et l'on trouvera dans les traités de BERLESE (1909*b*), GRASSÉ (1951), BULLOCK et HORRIDGE (1965) des exemples de cette fusion chez des groupes aussi variés que les Homoptères (PESSON 1951), les Hétéroptères (POISSON 1951), les larves de Diptères (SÉGUY 1951) et d'Hyménoptères (BERLAND et BERNARD 1951), les Tbysanoptères (PESSON 1951), les Anoploures (SÉGUY 1951), ce qui montre le caractère polyphylétique de cette fusion des ganglions de la chaîne nerveuse ventrale

La figure 24 montre notre conception de la topographie et de la répartition des neuromères de la chaîne nerveuse des Protoures (fig. 24C), et l'évolution possible (fig. 24B) à partir d'une chaîne nerveuse de type. généralisé (fig. 24A) n'ayant subi ni flexion ni fusion de ganglions.

Source : MNHN, Paris

B. LE SYSTÈME STOMATOGASTRIQUE

Sous le nom de système stomatogastrique, on étudiera d'une part, le système du ganglion frontal, d'autre part, celui des ganglions épipharyngiens, ainsi que leurs racines et les nerfs partant de ces formations

I. Eosentomon transitorium

1. Système du ganglion frontal.

a. Racines dorsales du ganglion frontal [rdGF] (fig. 20, 21 25).

On a indiqué (p. 48) leur point d'émergence de la face dorso-antérieure des lobes céréhraux deutocéphaliques. Les racines ont un court trajet parallèle à la paroi épicrâniale dorsale, en passant au-dessus de la glande médiane maxillaire, de chaque côté du muscle [sda]. Elles pénètrent dans la partie postérieure du ganglion frontal.

A l'intérieur du cerveau, elles ont un trajet horizontal, passant très près des nervi corporis cardiaci I. Il est possible qu'il existe une liaison entre les [rdGF] et [nccl], mais les techniques utilisées ne permettent pas de l'affirmer.

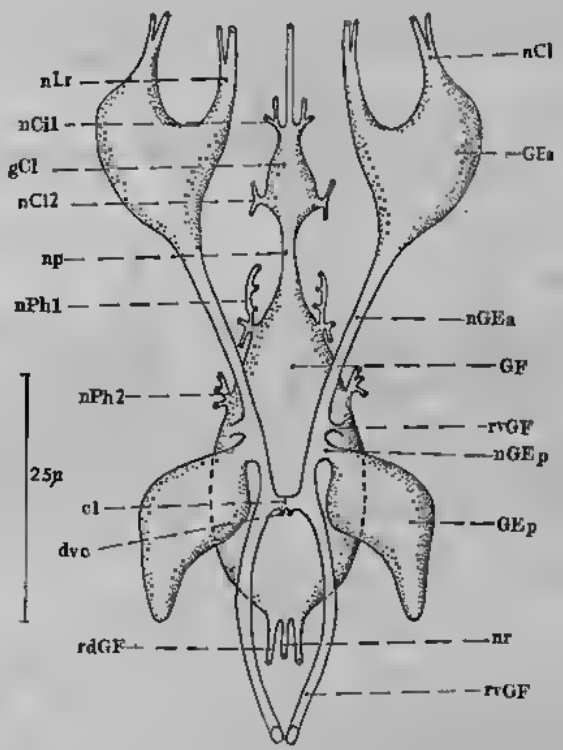

FIG. 25. — *Eosentomon* : système stomatogastrique, vue ventrale

b. Racines ventrales du ganglion frontal [rvGF] (fig. 20, 21, 25).

Sortant de l'avant de la masse sous-œsophagienne (fig. 20), les deux racines accolées l'une contre l'autre au début de leur trajet, remontent sous les nerfs hypopharyngiens, et passent au-dessus dn corps central endosquelettique, en s'écartant l'une de l'autre. Au niveau de l'origine dn muscle [adcd], entre chaque racine se tend une courte commissure transverse, la commissure [c1] (fig. 25); de cette commissure partent deux courts nerfs pour les muscles [dvc]. Les racines ventrales remontent ensuite sous l'œsophage en passant entre les ganglions hypopharyngiens. En arrière dn muscle [anPh5], elles se trifurquent, en donnant un nerf au ganglion épipharyngien postérieur [nGEp] (fig. 25), un nerf vertical croisant l'œsophage et desservant le ganglion frontal [rvGF] (fig. 25), et un nerf antérieur. Ce dernier remonte le long du pharynx, passe entre les muscles [dlPh2] et [dlPh1] et dessert le ganglion épipharyngien antérieur [nGea] (fig. 25).

Source : MNHN, Paris

c. Ganglion frontal [GF] (fig. 25, A).

Le ganglion frontal d'*Eosentomon* est pyriforme, logé entre la glande médiane maxillaire et le pharynx; il est allongé au-dessus de l'œsophage. Sa partie inférieure est fibreuse, recouverte d'une épaisse calotte de noyaux. Il fournit en arrière le nerf récurrent [nr] (fig. 25), courant le long de la face dorsale de l'œsophage. Au niveau des corps cardiaques, il reçoit un court nerf cardio-sympathique [ncs] (fig. 28). Il n'existe pas de ganglion hypocérébral sur le trajet du nerf récurrent. Au niveau du dernier muscle annulaire, le ganglion frontal reçoit les racines ventrales [rvGF] (fig. 25) et de chaque côté de la naissance du [nr], les racines dorsales [rdGF] (fig. 25).

Le ganglion frontal donne, en avant de ses racines, l'innervation pharyngienne, desservant les dilatateurs dorsaux, latéraux et les muscles annulaires par deux courts nerfs pharyngiens [nPh1-2] (fig. 25). Distalement, le ganglion frontal se prolonge par un nerf procurrent [np] (fig. 25), se dilatant en un ganglion clypéal [gCl] (fig. 25), desservant les dilatateurs cibariaux et le muscle [rE] par les nerfs cibariaux [nCi1-2] (fig. 25). Le procurrent se prolonge par un nerf impair pénétrant dans le labre.

2. Ganglions épipharyngiens [GEa] et [GEp] (fig. 25).

Eosentamon possède deux paires de ganglions épipharyngiens. Le ganglion épipharyngien postérieur [GEp] (fig. 25) est placé entre la mandibule et le ganglion frontal, sensiblement au niveau de l'insertion des muscles [roMd5]. Le ganglion postérieur, en forme de fuseau arqué, comprend une épaisse couche de petites cellules nerveuses surmontant des cellules à cytoplasme vacuolaire, probablement sécrétrices. Le ganglion [GEp] est relié au système du ganglion frontal par un court nerf vertical [nGEp].

Le ganglion épipharyngien antérieur [GEa] (fig. 25) est volumineux, fusiforme. Il débute un peu en arrière de la bouche, et s'étend dans la cavité clypéale, entre l'épicranium et la paroi atriale, de chaque côté du cibarium, sans envahir le pli oral. Il est placé contre la paroi épipharyngienne atriale au-dessus de la mandibule. Histologiquement, il se présente comme le ganglion antérieur : une conche corticale dorso-latérale entourant des cellules à inclusions. Il n'est pas possible de préciser, en raison de la faible taille des éléments, s'il existe des canalicules se déversant dans l'atrium à travers la paroi épipharyngienne. En avant, le ganglion épipharyngien antérieur fournit un gros nerf médian desservant la paroi labrale [nLr] (fig. 25) et des faisceaux latéraux desservant la paroi latérale clypéale [nCl] (fig. 25).

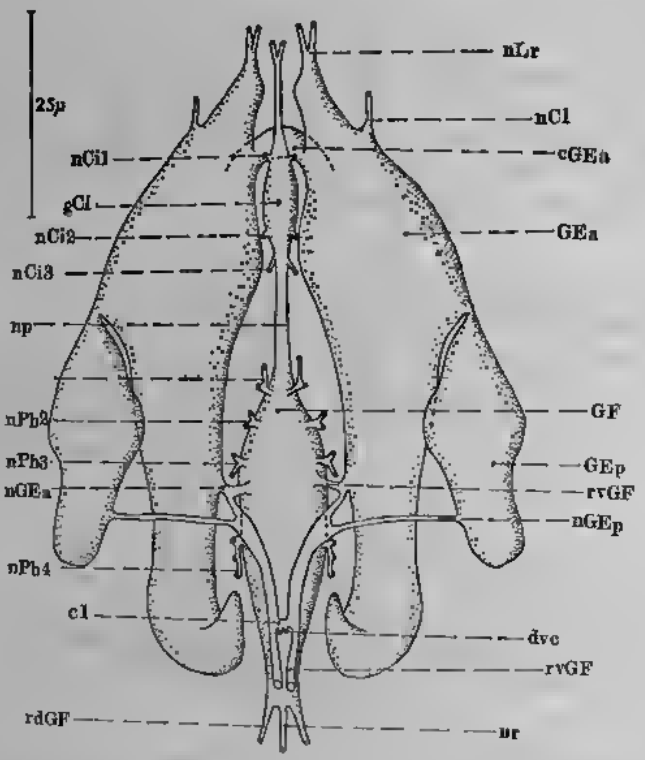

FIG. 26. — *Acerentomon* : système stomatogastrique, vue ventrale

II. Acerentomon affine

1. Système du ganglion frontal.

Il présente de grandes ensiogies avec celui d'*Eosentomon*.

a. Racines dorsales du ganglion frontal [rdGF] (fig. 21, 26).

Leur trajet est plus oblique et plus long que chez *Eosentomon*. Sortant de la face antérieure du cerveau, les racines dorsales s'insinuent entre les glandes médianes maxillaires, où elles cheminent souvent l'une au-dessus de l'antre, entre les parois des glandes accolées dans le plan sagittal. Elle rejoignent le ganglion frontal dans sa partie postérieure, en avant de la naissance du nerf récurrent.

Source : MNHN, Paris

b. Racines ventrales du ganglion frontal [rvGF] (fig. 21, 26).

Plus courtes que chez *Eosentomon*, elles remontent vers le pharynx en passant entre les ganglions hypopharyngiens, dont la paroi médiane se moule contre les racines ventrales. A mi-course, on rencontre la commissure [c1] desservant les dilatateurs cibariaux, passant entre les ganglions hypopharyngiens. Continuant leur trajet vers le pharynx, elles se trifurquent comme chez *Eosentomon*, en un nerf latéral grêle desservant le ganglion épipharyngien postérieur [nGEp], un court nerf pour le ganglion épipharyngien antérieur [nGEa], et un nerf vertical remontant vers le ganglion frontal en décrivant une courbe autour du pharynx [rvGF].

c. Ganglion frontal [GF] (fig. 26, B).

Il est fusiforme, placé en partie au-dessus du pharynx et de l'œsophage, dont il épouse la forme de la paroi dorsale. Il reçoit en arrière comme chez *Eosentomon* les racines dorsales [rdGF] et le nerf récurrent, dépourvu de ganglion hypocérébral. Tout le long du pharynx, il envoie latéralement des nerfs très courts, les nerfs pharyngiens [nPh1-4] (fig. 26) qui desservant la musculature pharyngienne. En avant de la bouche, il se prolonge par un court nerf procurrent [np] (fig. 26) qui se dilate en avant du rostre en un ganglion clypéal [gCl] (fig. 26) desservant les muscles dilatateurs cibariaux par de courts nerfs cibariaux [nCi1-3] (fig. 26).

2. Système des ganglions épipharyngiens.

Les ganglions épipharyngiens d'*Acerentomon* sont beaucoup plus volumineux que ceux d'*Eosentomon*.

a. Ganglion épipharyngien postérieur [GEp] (fig. 26). On a indiqué son innervation par le nerf [nGEp] issu des [rvGF]. S'étendant très latéralement, il apparaît au-dessus des muscles rotateurs mandibulaires, et se termine au-dessus de la cavité atriale, après avoir passé au-dessous des dilatateurs latéraux pharyngiens. Il est relié par un connectif antérieur au ganglion épipharyngien antérieur.

b. Ganglion épipharyngien antérieur [GEa] (fig. 26). Plus volumineux encore, il envahit la cavité latérale frontale et clypéale. Apparaissant en avant de la glande maxillaire médiane, il s'étend de chaque côté du ganglion frontal jusqu'à la cavité rostrale. Il fournit, au clypéus et au labre, des nerfs sensoriels tégumentaires [nCl] et [nLr]. Il existe entre chaque ganglion, au niveau de l'apodème clypéal, une commissure transverse, plus ou moins constante [cGEa] (fig. 26). Au point de vue histologique, ces ganglions rappellent ceux d'*Eosentomon*. Comme dans le genre précédent, le ganglion antérieur est appliqué contre la paroi épipharyngienne et atriale. Il en est de même pour la partie distal du ganglion postérieur.

III. Interprétations

1. Système du ganglion frontal.

a. Racines dorsales.

Des nerfs reliant directement le ganglion frontal au cerveau sont connus chez les Aptérygotes et les Ptérygotes. Chez les Collemboles, on trouve des nerfs homologues : les nerfs décrits chez *Anurida* par DENIS (1928), et chez divers Collemboles Poduromorphes par CASSAGNAU et JUBERTHIE (1967*a*). On retrouve une paire de nerfs chez le Lépisme *Thermobia* : les nerfs [rgf] décrits par CHAUDONNERET (1950). Ailleurs, il existe un nerf homologue, le nervus connectivus des Diploures (HANSTRÖM 1940), des Thysanoures Machilidés (FAHLANDER 1938, HANSTRÖM 1940, PILLON 1950, BITSCH 1963*b*), et de divers Ptérygotes. Ces nerfs ont été attribués autrefois au tritocerebrum par DENIS. Pour HANSTRÖM, CHAUDONNERET et BITSCH, les racines dorsales du ganglion frontal et leur homologue, le nervus connectivus, sortent du deutocerebrum. Chez les Blattes, selon WILLEY (1961), le nervus connectivus est protocéphalique. Il semble que chez les Collemboles, la sortie des nerfs [y], en avant du cerveau et au voisinage du nerf antennaire, et le fait que le tritocerebrum [s.l.] soit resté pour sa plus grande partie dans la masse sous-œsophagienne, tendent à faire attribuer les nerfs [y] au deutocerebrum, comme chez les Diploures et Thysanoures. Chez les Protoures, la sortie très antérieure des nerfs [rdGF], rappelant celle des Collemboles, est à rapporter selon toute vraisemblance, au deutocerebrum. Ainsi, chez les Apterygotes, les racines dorsales sont deutocéphaliques. On verra toutefois que cette question ne mérite peut-être pas une telle importance, lorsqu'on parlera de l'anneau oral.

b. Racines ventrales.

On les connaît bien chez les Aptérygotes : ce sont les nerfs appelés autrefois hypopharyngiens par DENIS chez les Collemboles, les connectifs labro-frontaux d'HANSTRÖM chez les Diploures, les racines ventrales de CHAUDONNERET et BITSCH. On les retrouve chez les Ptérygotes, où elles relient le ganglion frontal aux centres tritocéphaliques, sous le nom de connectifs frontaux. Pour DENIS, des racines proviennent d'un centre rostral; pour CHAUDONNERET, elles seraient mixtes, c'est-à-dire trito-superlinguales. L'origine des [rvGF] des Protourea, en avant des masses glomérulaires tritocéphaliques reliées par la commissure [cT], les fait rapporter au neuromère tritocéphalique, ou bien au centre rostral, si l'on admet la division du trito-

Source : MNHN, Paris

cerebrum en centre rostral et centre tritocéphalique [s.str]. On a indiqué la position de la commissure [c1]. Sa position très antérieure, l'innervation des muscles [dvc] permettent d'affirmer qu'elle est homologue à la commissure appelée lame fibreuse antérieure [c] par DENIS chez le Collembole *Anurida maritima*. On ajoutera que cette lame est dédoublée chez le Collembole *Anurida* en deux commissures transverses, notées *b* et *c* par DENIS, sans doute par suite de l'allongement des territoires clypéo-labraux en cône buccal. Chez les autres Collemboles, les deux commissures sont réunies en une lame hypopharyngienne perforée par les muscles [dvc].

Ce type de commissure est connu chez les autres Aptérygotes. C'est la commissure [c1] de Thysanoures (BITSCH 1963, CHAUDONNERET 1950). On peut se poser la question de la valeur de cette commissure, et se demander si elle représente une vraie commissure interganglionnaire, comme les commissures gnathales. On remarque à propos de la commissure [c1], là où elle existe, les faits suivants :

— chez les Collemboles, et les Protoures, elle est distincte de la commissure tritocéphalique; l'étude anatomique de CHAUDONNERET (1950) portant sur *Tomocerus vulgaris* et l'étude embryologique de BRUCKMOSER (1965) portant sur *Orchesella villosa* montrent que la commissure tritocéphalique est incluse dans la masse sous-œsophagienne. La commissure [c1] ne peut être confondue avec la commissure tritocéphalique.

— elle occupe chez les Protoures et les Collemboles une position très particulière, entre les racines ventrales du ganglion frontal. Cette position fait douter de son appartenance à la chaîne nerveuse ventrale;

— elle assure, chez les Thysanoures (BITSCH 1963*b*), les Blattes (WILLEY 1961), et les *Saltatoria* (ALBRECHT 1953), l'innervation des dilatateurs pharyngiens, en plus de celle des muscles cibariaux.

Il semble plus logique dans ces conditions de la considérer comme une anastomose entre les racines ventrales du ganglion frontal, dépendant des centres tritocéphaliques ou rostraux. On reprend donc l'idée de BITSCH qui fait de la commissure [c1] une pseudo-commissure, assurant l'innervation de la musculature stomodéale ventrale aussi bien chez les Aptérygotes que chez les Ptérygotes. On peut même admettre, avec BITSCH, que lorsqu'une seule commissure est présente, elle puisse représenter la pseudo-commissure [c1], la commissure tritocéphalique étant incluse dans la masse sous-œsophagienne chez les Aptérygotes, à l'exception des Thysanoures et Protoures.

c. Ganglion frontal.

Les auteurs s'accordent actuellement pour placer le ganglion frontal dans un système stomatogastrique distinct de la chaîne nerveuse ventrale (DENIS 1928, SIEWING 1963, BITSCH 1963*b*, BULLOCK et HORRIDGE 1965). Ce système est lié au stomodeum et indépendant de la neuromère.

d. Anneau oral.

Le ganglion frontal et ses racines paires forment un anneau péribuccal, ou anneau oral de DENIS. Le dispositif, avec ses racines paires dorsales et ventrales présente chez les Collemboles, les Protoures et les Lépismes une symétrie remarquable. L'anneau oral, selon DENIS, est un système ancien, peut-être hérité des Coelentérés, et non métamérisé, qui se serait ultérieurement relié chez les Annulata aux centres nerveux ventraux. Cette indépendance permet d'admettre les variations observées dans l'origine des racines dorsales. On peut également supposer que cet anneau puisse être le premier d'une série d'anneaux circumstomodéaux, dont l'existence a été démontrée chez les Hexapodes par ORLOV (1924), ZAWARZIN (1924*b*) et KUWANA (1935). Les Pantopodes possèdent également des nerfs stomodéaux annulaires (WIREN 1918, HENRY 1953), dans le phyllum des Arthropodes.

La figure 27 montre les éléments de l'annesu oral chez les Protoures et chez les Collemboles (la notation de DENIS 1928 a été conservée), où le système stomatogastrique rappelle de fort près celui des Protoures.

Les deux racines de l'anneau oral sont à attribuer à deux neuromères différents : le deutocérébral pour les racines dorsales, et le tritocérébral pour les racines ventrales. Apparemment, la bouche apparaît alors non pas creusée en plein territoire tritocéphalique, mais à la limite entre les métamères deutocéphaliques et tritocéphaliques.

Source : MNHN, Paris

2. Système des ganglions épipharyngiens.

L'existence d'organes épipharyngiens a été mise en valeur chez divers ordres d'Insectes. On les retrouve aussi bien chez les Aptérygotes : Collemboles (Denis 1928), Thysanoures (Chaudonneret 1950, Bitsch 1963*b*), que chez les Ptérygotes : Psocoptères (Badonnel 1934), Mallophages (Risler 1951, Buckup 1959), Dermaptères (Lhoste 1951*a*, 1951*b*, 1957), Homoptères (Pesson 1944), Mécoptères (Bierbrodt 1942), larves de Plannipennes (Rousset 1958, 1966).

Les études de Denis, Chaudonneret, Bitsch et en particulier celles de Lhoste montrent que les ganglions épipharyngiens, à côté des cellules nerveuses sensorielles typiques, possèdent des cellules sécrétrices. Cette dualité remarquable se retrouve chez les Protoures. Pour Horridge (1966), ces ganglions épipharyngiens sont simplement des groupes de cellules sensorielles.

En tenant compte de leur aspect histologique et de leur rapport avec l'hypoderme, Denis a considéré ces formations sensorielles épipharyngiennes comme très primitives chez les Collemboles, probablement d'origine acronale, idée reprise par Chaudonneret et Bitsch chez les Thysanoures. On se trouverait, selon ces auteurs, en présence de vestiges acronaux disséminés dans le domaine tritocéphalique clypéolabral. Ce système vestigial est relié à l'anneau oral par les nerfs [nGEa et nGEp] chez les Protoures, par les nerfs [m et l] de Denis chez les Collemboles.

On remarquera le développement important des organes sensoriels épipharyngiens chez les Collemboles et les Protoures. On peut se demander s'il existe une corrélation entre ce développement et la formation d'un vaste atrium buccal chez les Entotrophes. L'anatomie comparée de ces formations permettra peut-être d'apporter une réponse à ce problème.

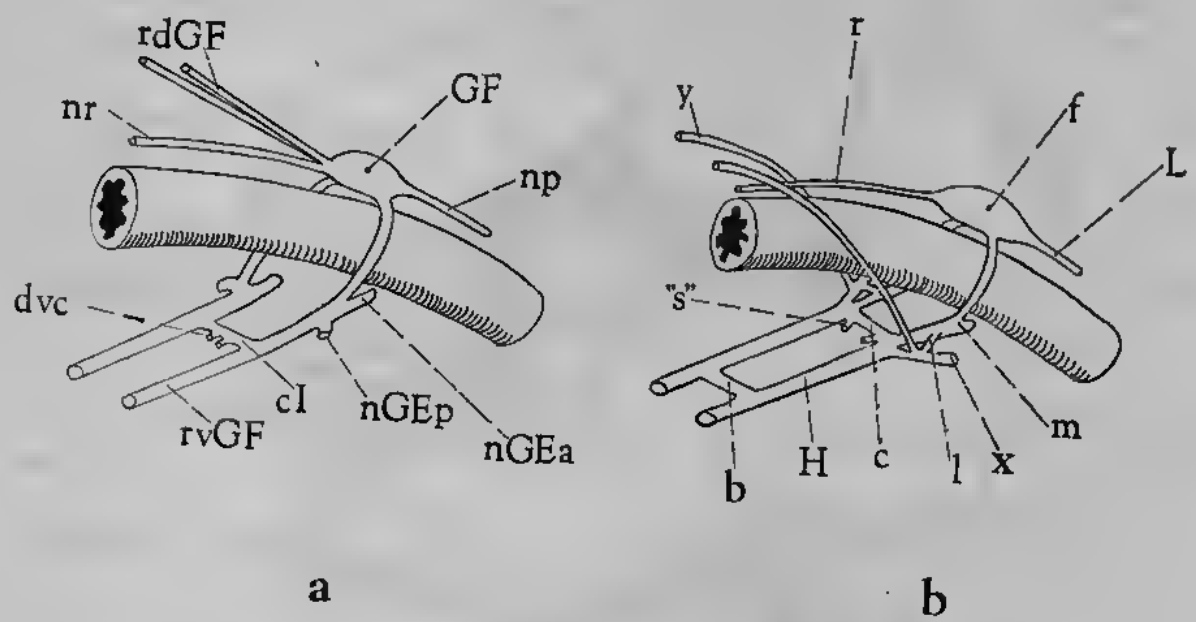

Fig. 27. — Schéma de l'anneau oral; *a* : Protoures, *b* : Collemboles (les notations sont celles de DENIS, 1928)

C. LE SYSTÈME NERVEUX RÉTROCÉRÉBRAL

On retrouve chez les Protoures les nerfs et les ganglions représentant le système rétrocérébral, appelé système hypocérébral par Chaudonneret et Bitsch, système cardio-aortique par Wigglesworth, ou système sympathique postérieur par Denis.

On ne fera pas de description séparée pour chaque genre. Le système rétrocérébral d'*Acerentomon* est semblable à celui d'*Eosentomon*. On se contentera de signaler au passage les quelques différences de détail existant entre les deux Protoures.

Source : MNHN, Paris

I. Cellules neurosécrétrices cérébrales

On rencontre dans le cerveau des Protoures deux groupes de cellules neurosécrétrices, colorées par l'azan.

1. Cellules protocérébrales médianes.

Elles forment un groupe de 5-6 cellules placées à l'apex des lobes ventraux, dans l'épaisse couche corticale.

2. Cellules protocérébrales latérales.

On rencontre sur la paroi latérale du cerveau, au-dessous du nerf du pseudoculus, 1-2 cellules pyriformes, à noyau de faible diamètre.

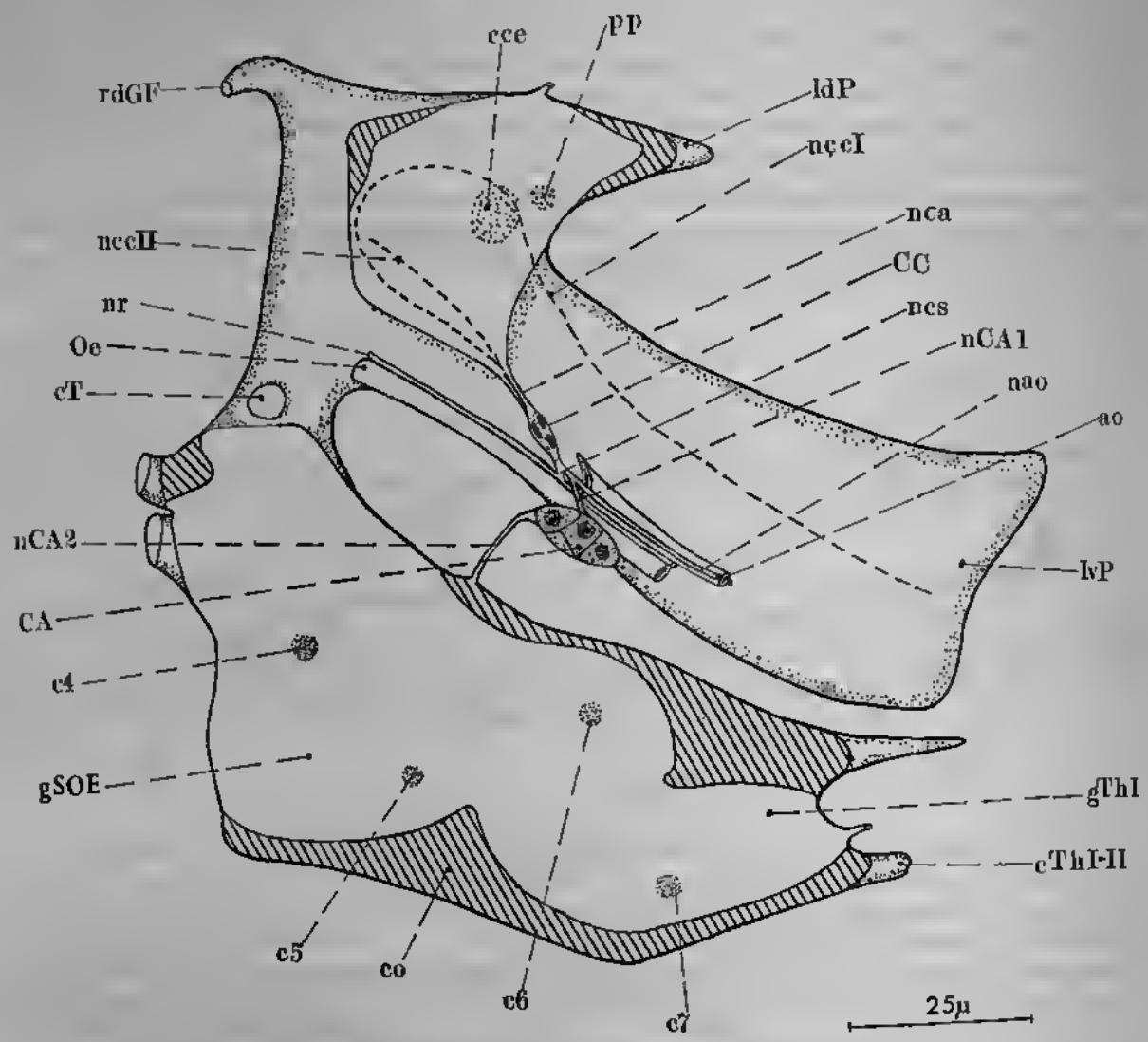

Fig. 28. — *Acerentomon* : système rétrocérébral, coupe parasagittale

II. Nerfs cardiaques (fig. 28, 29)

1. *Nervi corpori cardiaci I* [nccI] (fig. 28).

Les cellules médianes sont reliées à un nerf intracérébral, le nerf [nccI], qui parcourt horizontalement les lobes ventraux protocéphaliques. A l'intérieur de la masse syncérébrale médiane, il décrit une boucle, et croise son symétrique juste avant de rejoindre la paroi ventrale du cerveau, au fond du sillon ventral.

Source : MNHN, Paris

2. *Nervi corpori cardiaci II* [nccII] (fig. 28).

Plus court que les précédents, il rejoint le [nccI] sur la paroi ventrale, sans croiser son symétrique. Le [nccII] d'*Eosentomon* possède un trajet horizontal, presque perpendiculaire au plan sagittal, tandis que celui d'*Acerentomon* est plus incliné vers l'avant que le précédent.

3. Nerfs cardiaques [nca].

Au fond du sillon ventral, un peu en avant du plexus musculaire impair céphalique naissent deux nerfs cardiaques [nca], (fig. 29, 29) résultant de la fusion des nervi corpori cardiaci I et II. Les nerfs cardiaques, disposés souvent l'un au-dessous de l'autre, se dirigent vers l'œsophage, et rencontrent le corps cardiaque [CC]. Ils poursuivent leur chemin au-dessus de l'œsophage, après avoir desservi le corps allate [CA] (fig. 28, 29) et envoyé un court nerf cardio-sympathique [ncs] au nerf récurrent. Entre les lobes ventraux protocéphaliques, en arrière des corps allates, ils passent sur les parois latérales aortiques formant les nerfs aortiques [nao] (fig. 28).

III. Corps cardiaque (fig. 28 CC)

Dans une note nous avions décrit un ganglion, déjà observé par Berlèse, et nous l'avions considéré comme représentant le corps cardiaque. A la suite de nouvelles études, en particulier après l'utilisation de colorations spécifiques telles que l'azan et le bleu alcian, il est apparu que le corps cardiaque des Protoures n'est pas là où nous l'avions précédemment décrit, mais plus en avant, en position supra-œsophagienne ou para-œsophagienne. Il est représenté par un renflement fusiforme plaqué contre les nerfs cardiaques, impair, et formé par quelques cellules à limites cellulaires imprécises et à noyau de très petite taille. Il est très difficile à voir avec les colorants topographiques habituels, mais les flaques de neurosécrétion qu'il contient permettent de le repérer.

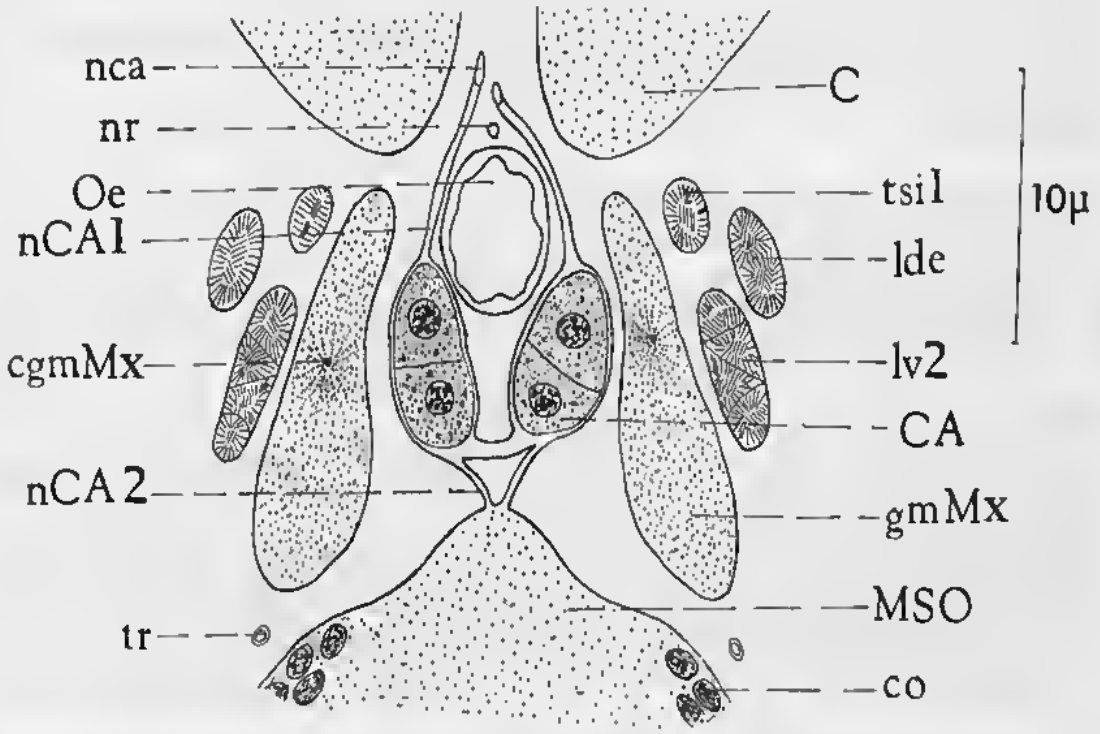

Fig. 29. — *Eosentomon :* corps allates, innervation reconstituée d'après plusieurs coupes

IV. Corps allate (fig. 28, 29)

Déjà vu par Berlese, il est en position paraœsophagienne, quelquefois supraœsophagienne chez *Acerentomon* (fig. 28), sous-œsophagienne chez *Eosentomon* (fig. 29). Les corps allates sont pairs chez *Eosentomon*, alors que *Acerentomon* ne possède qu'un corps allate impair. Ils se placent entre la masse sous-œsophagienne et les lobes ventraux protocéphaliques, en arrière du plexus musculaire céphalique impair [CA] (fig. 28, 29, C).

Les corps allates reçoivent une branche ventrale des nerfs aortiques [nCA1], et un nerf ventral issu de la masse sous-œsophagienne, le nerf allate 2 [nCA2] (fig. 20, 22, 28), impair chez *Acerentomon*, pair chez *Eosentomon* (fig. 29).

Source : MNHN, Paris

Chez *Eosentomon*, chaque corps allate (fig. 29) est formé par une masse ovoïde binuclée, reliée ventralement par une anastomose transverse sous-œsophagienne, comme chez le Collembole *Neanura monticola* (Cassagnau et Juberthie 1967*a*). Le corps allate (fig. 28) d'*Acerentomon* comprend 3-4 cellules. Dans les deux genres, les cellules possèdent un cytoplasme granuleux, et un noyau central nucléolé. Il n'existe pas de lumière centrale.

L'aorte débouche au-dessus du corps allate chez *Acerentomon*, et en arrière de ce dernier chez *Eosentomon*.

V. Interprétations

1. Cellules neurosécrétrices.

La disposition en deux groupes distincts se retrouve chez les Collemboles (Cassagnau et Juberthie 1966, 1967*a*, 1967*b*), les Diploures (Bareth 1962) et les Thysanoures (Bart 1962, 1963; Sharan et Baid 1965). Il apparaît que les cellules neurosécrétrices postérieures des lobes ventraux correspondent aux cellules nucales des Collemboles et Campodés, aux cellules de la pars intercerebralis des Ptérygotes. Les Protoures n'ont pas d'organes frontaux, dont le rôle neurendocrine a été indiqué par Hanström (1940), de Lerma (1947, 1951), Gabe (1953*e*), Watson (1963) et Bitsch (1963*b*). Ces auteurs admettent chez les Insectes une évolution des organes frontaux aboutissant aux cellules de la pars intercerebralis. Cela est en accord avec Denis (1928) et Cazal (1946*b*, 1948) qui considèrent l'organe décrit par Nabert (1913) chez les Collemboles comme un organe frontal en voie d'incorporation dans les lobes nucaux céphaliques. Ajoutons que Pipa, Nishioka et Bern (1964) considèrent l'organe frontal des Thysanoures comme un organe à rôle photorécepteur, ce qui semble en contradiction avec les travaux précédents.

Le système des cellules neurosécrétrices des Protoures s'intégre donc dans le schéma général de celui des Ptérygotes et des autres Aptérygotes.

2. Nerfs cardiaques.

Le trajet des nervi corporis cardiaci I et II est semblable à celui des nerfs cardiaques internes et externes décrits chez les autres Insectes.

Le trajet du nerf noté [nccI], avec son chiasma et son trajet intracérébral décrivant une boucle à l'intérieur du cerveau, rappelle celui des nerfs cardiaques internes des Collemboles (Cassagnau et Juberthie 1966, 1967*a*), des Diploures (Bareth 1962) et des Thysanoures (Hanström 1940, Gabe 1953*e*, Bart 1963).

Le trajet direct des nervi corporis cardiaci I rappelle, également celui des autres Aptérygotes et Ptérygotes.

Par contre, on ne connaît pas aux Protoures de nerfs cardiaques tritocérébraux, ou nervi corporis cardiaci III, décrits chez les Thysanoures (Chaudonneret 1950, Bitsch 1963) et divers Ptérygotes (Willey 1961, Raabe 1963).

Les Protoures possèdent, comme les Collemboles Poduromorphes à pièces buccales broyeuses et les Thysanoures Machilidés des nerfs cardiaques résultant de l'union des nervi corporis cardiaci I et II, ce qui indique selon Cassagnau et Juberthie (1967*a*) une condensation du aystème sympathique.

3. Corps cardiaque.

Le corps cardiaque impair des Protoures est rudimentaire; il n'atteint pas le développement que l'on connaît chez les Ptérygotes. Il rappelle celui des Thysanoures Machilidés, qui ont selon Hanström (1940, 1942, 1943*b*), Cazal (1948) et Gabe (1953) des corpora cardiaca fort peu développés, réduits à quelques cellules. De même, les Diploures ont, selon Grassi (1886*a*, 1889), Holmgren (1916) Cazal (1946*a*, 1948), Hanström (1940) et Bareth (1962) des corpora cardiaca réduits, alors que chez les Thysanoures Lepismatides ils sont bien développés (Hanström 1940, Chaudonneret 1950).

Chez les Collemboles, la position des corpora cardiaca et corpora allata a été longtemps incertaine. Ils ont été observés par Willem (1900), Nabert (1913), Hoffmann (1908), Denis (1928) Hanström (1940) et Cazal (1948) et on trouvera dans les écrits de Denis, Cazal, Hanström, et ceux de Chaudonneret(1950), Weber (1952), Paclt (1956), Bitsch (1963*b*) dss diacussions prouvant l'incertitude des connaissances sur

Source : MNHN, Paris

les glandes retrocérébrales des Collemboles. Il a été nécessaire d'attendre les très récents travaux de CASSAGNAU et JUBERTHIE (1966, 1967*a*, 1967*b*) pour connaître la localisation des corps cardiaques et allates. Selon ces auteurs, les Collemboles représentent un cas un peu particulier, car selon eux, ils ne possédent que la partie neurohémale des corps cardiaques, reliés aux cellules neurosécrétrices cérébrales par les nervi corporis cardiaci I et II.

Si l'on compare les Protoures et les Collemboles, on remarquera que les Protoures sont dépourvus de liaison entre le corps cardiaque et le système de Leydig, qui se fait chez les Collemboles par l'intermédiaire du nervus parallelus de DENIS. Il n'existe pas non plus de liaison entre corps cardiaque et nerf intercalaire, liaison qui est faite chez les Collemboles par la branche récurrente du nerf d'HOFFMANN (DENIS 1928). La liaison se fait avec l'aorte par les nerfs aortiques, que DENIS, CASSAGNAU et JUBERTHIE ont retrouvés chez *Anurida*. Cette disposition chez les Protoures rappelle celle des Thysanoures et des Ptérygotes.

4. Corps allates.

L'aspect histologique de la glande, l'innervation par un nerf sous-œsophagien [nCA2] d'une part, et par les nerfs cardiaques, d'autre part, montrent que les glandes observées par BERLESE représentent les corps allates. Ces derniers sont en position para-œsophagienne ou sous-œsophagienne; cette position rappelle celle des corps allates des *Japyx* (CAZAL 1948) et des Collemboles (CASSAGNAU et JUBERTHIE 1967*a*), alors que chez les Thysanoures (CHAUDONNERET 1946, 1949) et les Diploures Campodés (CAZAL 1948), les corps allates sont représentés par des corps jugaux placés entre maxille et mandibule. Les corps allates des Protoures sont donc déjà remontés vers l'œsophage, comme chez les Collemboles, à partir de leur position primitive représentée par les corps jugaux des Thysanoures.

Au point de vue histologique, les corps allates des Protoures rappellent ceux des Collemboles et des Campodés, formés par un massif paucicellulaire homogène, sans lumière centrale.

La liaison avec le corps cardiaque par le nerf nCA1 rappelle celle existant chez les Collemboles par le nerf ascendant de DENIS entre corps allate et corps cardiaque, et chez les Diploures Japygides par le nerf allate de CAZAL.

Le nerf nCA2 sort de la masse sous-œsophagienne entre les commissures mandibulaires et maxillaires (fig. 28); il doit être mixte et on peut vraisemblablement homologuer ce nerf au nerf d'HOFFMANN des Collemboles, reliant la masse sous-œsopbagienne et les corps allates.

L'innervation à la fois par un nerf cardiaque et un nerf sous-œsophagien rappelle celle des Collemmboles. L'innervation des corps allates à partir de la masse sous-œsophagienne se retrouve chez les Thysanoures (CHAUDONNERET 1950, PILLON 1950, BITSCH 1963 *b*) et les Pterygotes inférieurs, comme les Éphémères et Odonates (CAZAL 1948, ARVY et GABE 1953 *a*), les Dictyoptères (WILLEY 1961). L'ensemble de ces caractères montre que la glande observée par BERLESE est bien un corps allate et non un corps cardiaque comme nous l'avions précédemment supposé (1965).

Chez les Protoures, l'équivalent des nerfs sympathiques des Thysanoures Machilidés (BITSCH 1963) et des Collemboles (DENIS 1928, CASSAGNAU et JUBERTHIE 1967 *a*, 1967 *b*) n'a pas été retrouvé; il n'existe pas de nerf impair de Leydig, sans doute incorporé dans la masse sous-œsophagienne.

Les Protoures n'ont rien de comparable au ganglion infra-aortique des Machilidés décrit par BITSCH.

Le système sympathique pair chez les Protoures est donc simplifié comparé à celui des Thysanoures et des Collemboles, où le maximum de dilatation de ce système apparaît chez *Anurida*. Il est difficile de retrouver la chaîne sympathique latérale connue chez les Collemboles; chez les Protoures, elle semble se réduire aux nerfs cardiaques et allates, et le système impair a disparu à l'intérieur de la masse sous-œsophagienne.

Source : MNHN, Paris

D. LE PSEUDOCULUS

La tête des Protoures montre, latéralement chez *Eosentomon*, dorso-latéralement chez *Acerentomon*, un organe énigmatique, le pseudoculus ou organe postantennaire.

I. Eosentomon transitorium (fig. 1, 3, 30, G)

Extérieurement, le pseudoculus (fig. 1, 3, G) se présente comme un disque elliptique, dont les axes ont respectivement 12 μ et 16 μ chez l'espèce étudiée. La surface du pseudoculus est bombée, entourée d'une dépression elliptique, elle-même entourée d'un léger bombement de la surface épicraniale (fig. G).

Cette surface bombée, ou opercule du pseudoculus [op] est chitineuse, très mince; son épaisseur est inférieure à 1 μ.

Sous l'opercule se trouve un orifice de la cuticule sous-jacente [o] observé par Rimsky-Korsakow (1911*b*), Prell (1913*b*) Handschin (1920*c*). Cet orifice est à peu près central. Il laisse passer le prolongement cytoplasmique d'une cellule placée sous l'origine du muscle [roMd5]. Cette cellule, à noyau très petit, est une cellule bipolaire [cPs], dont l'axone gagne les lobes protocéphaliques en passant au-dessus du ligament mandibulaire. Le prolongement cytoplasmique arrive au contact de la paroi de l'opercule. Les techniques utilisées ne permettent pas de préciser davantage les structures, en raison de leur faible taille.

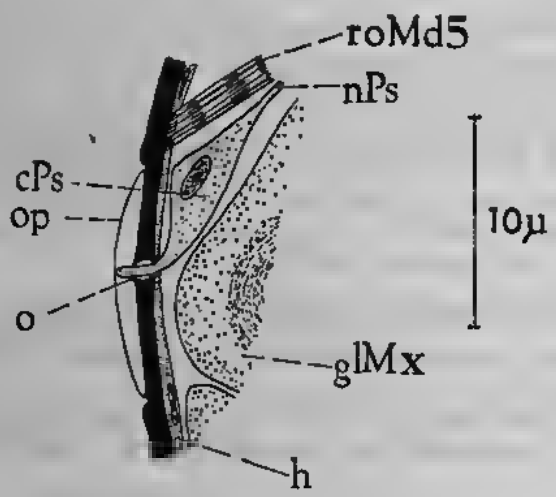

Fig. 30. — *Eosentomon* : pseudoculus, coupe transversale

II. Acerentomon affine (fig. 2, 4, 31, D, E, H)

Sa structure est plus compliquée que celle d'*Eosentomon*. Extérieurement, (fig. 2, 4, D, E, H), le pseudoculus est plus elliptique que celui d'*Eosentomon;* ses axes ont 10 μ et 7 μ chez l'espèce décrite. La membrane externe [op] est beaucoup plus saillante (fig. H) insérée sur le rebord d'un bourrelet épicrânial elliptique (fig. 31, H). Cette membrane est déprimée par un sillon longitudinal, correspondant intérieurement à une mince languette [lan] (fig. 31) de renforcement, traversant le pseudoculus selon son grand axe. En dessous, la paroi épicrâniale est épaissie, formant le « lever » de Tuxen. Ce renforcement pariétal est traversé par un orifice circulaire incliné [o] (fig. 31) par où passent les prolongements cytoplasmiques de trois cellules nerveuses bipolaires, présentant les mêmes caractères que celle d'*Eosentomon*. En arrière, le nerf postantennaire se rend au protocerebrum [nPs] (fig. 22), ainsi que l'avait indiqué Berlese.

III. Interprétations

On trouvera dans les travaux de Tuxen (1963 *b*, 1964) une description de l'aspect extérieur des pseudoculi chez les différents genres de Protoures. L'aspect le plus extraordinaire est celui du *Sinentomon erythranum*, décrit par Yin (1965); le pseudoculus est parcouru par des stries transverses et une fente médiane; mais on ignore malheureusement sa structure interne. Le pseudoculus des Protoures a été diversement interprété. Les théories se rangent en trois groupes :

1. Silvestri (1907) en faisait, avec des réserves, un ocelle;

Source : MNHN, Paris

2. Pour Berlese (1908 *b*), Handlirsch (1926, 1930), Tuxen (1931 *b*, 1958 *a*, 1959 *a*), il doit représenter une antenne rudimentaire.

3. La majorité des auteurs, à la suite de Becker (1910) considèrent le pseudoculus des Protoures comme un organe homologue à l'organe postantennaire des Collemboles, et à l'organe de Tömösvary des Myriapodes. Cette hypothèse a été soutenue par Prell (1913 *b*), Crampton (1916), Handschin (1920), Denis (1928, 1940) Condé (1945 *b*), Aubertot (1943), Paclt (1956 *b*), François (1959).

Berlese (1909) le considère comme un organe des sens spécial, homologue au pseudoculus des Pauropodes. Rimsky-Korsakow (1911 *c*) a indiqué qu'il ne pouvait représenter des bases d'antennes, comme le prétendait Schepotieff (1910), tout en critiquant l'homologie proposée par Becker. Tuxen (1964) reste indécis sur la valeur du pseudoculus. Si Berlese le considère comme un organe sensoriel, Paclt lui attribue un rôle d'organe hygroscopique, en se fondant sur les travaux de Marcus (1949 *a*) concernant l'organe postantennaire des Collemboles, sur des observations personnelles, et sur les observations d'Ewing (1940) portant sur le Protoure *Acerella barberi* (Ewing 1941).

Les études anatomiques montrent qu'il ne s'agit pas d'un organe photorécepteur. L'innervation à partir du protocerebrum, l'absence de toute musculature même réduite, l'absence de mobilité de l'opercule ne permettent pas de considérer le pseudoculus comme une antenne (*a*1) réduite. Il existe des muscles arrivant au voisinage du pseudoculus, mais ce sont (fig. 3, 4, 30, 31) des muscles mandibulaires et pharyngiens prenant leur origine sur l'épicranium. Le pseudoculus n'est pas mobile comme le soutenait Berlese.

La structure histologique fait penser à un organe sensoriel muni de cellules bipolaires; l'ensemble rappelle un sensilla placodea, ce qui ne veut pas dire que le pseudoculus soit simplement un sensilla placodea, ainsi que le montre l'exemple du Protoure *Sinentomon*.

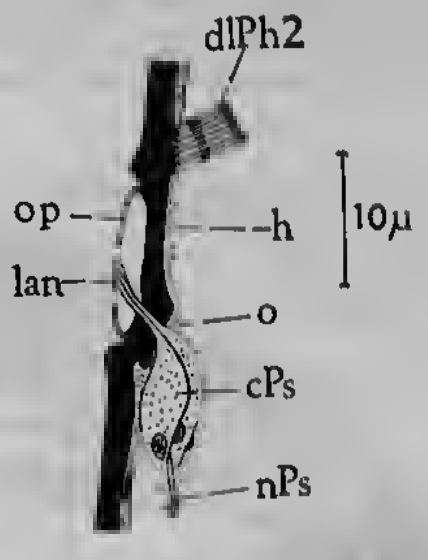

Fig. 31. — *Acerentomon* : pseudoculus, coupe longitudinale

L'innervation particulière par un nerf protocéphalique et la structure histologique rappellent celles des organes postantennaires des Collemboles. Ces organes sont desservis par un nerf protocérébral selon Becker (1910, 1936), Denis (1926, 1928), Hanström (1940), Cassagnau & Juberthie (1967 *a*). La structure histologique de l'organe postantennaire des Collemboles a été décrite par Willem (1897, 1900), Becker (1910) et Denis (1926). Elle rappelle celle du pseudoculus des Protoures. Ces faits plaident en faveur de l'homologie proposée par Becker.

On sait d'autre part que l'organe temporal de Brandt (1840) ou organe de Tömösvary (1883) possède chez les Myriapodes une structure histologique (Hennings 1906, Pflugfelder 1933) et une innervation protocéphalique (Hennings 1906, Fahlander 1938, Tiegs 1940, 1947) rappelant celle des Collemboles.

Source : MNHN, Paris

L'homologie avec l'organe postantennaire des Collemboles, proposée par WILLEM (1893) a été soutenue par HENNINGS, DENIS, PFLUGFELDER, HANSTRÖM, etc.

En conclusion, nous suivrons les idées de BECKER et ferons du pseudoculus des Protoures un organe sensoriel homologue à l'organe postantennaire des Collemboles et à l'organe de TÖMÖVSARY des Myriapodes.

Nous ajouterons, à la suite de RIMSKY-KORSAKOW et de PRELL, combien il serait important de connaître le développement embryonnaire des Protoures. L'apparition, même fugace, et la position des ébauches antennaires permettraient de confirmer l'homologie proposée par BECKER.

La fonction du pseudoculus des Protoures est inconnue. Pour WILLEM (1897) et BÖRNER (1900) l'organe postantennaire des Collemboles serait un organe olfactif, et l'on a indiqué l'opinion de MARCUS et PACLT concernant le pseudoculus. Seules, une étude histologique très précise d'une part, et l'expérimentation d'autre part, pourront peut-être indiquer le rôle de ces organes sensoriels chez les Protoures et les Collemboles.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

LES PARTIES CÉPHALIQUES DU STOMODEUM

I. EOSENTOMON TRANSITORIUM

1. Cavité préorale et stomodéale : squelette (fig. 9, 10, 32, A).

La cavité préorale a déjà été décrite dans le paragraphe consacré aux plis oraux (p. 14). On rappellera que les Protoures, comme les Collemboles et les Diploures, par suite du développement considérable des plis oraux, possèdent une cavité préorale conformée en atrium [A] (fig. 9*d*), dans laquelle font saillie vers l'avant les stylets mandibulaires, maxillaires, ainsi que l'hypopharynx.

La partie dorsale de la cavité atriale, comprise entre le plafond épipharyngien et l'hypopharynx, peut être considérée comme représentant la partie cibariale de l'atrium [Ci] (fig. 7, 9*b*). Ce cibarium est limité latéralement par la paroi interne du pli oral (fig. 9*a*, *b*). Dans le chapitre I, la paroi dorsale cibariale, formée par l'épipharynx partiellement sclérifié a été décrite. Le sclérite médian épipharyngien [smE] (fig. 7) possède une branche paire postérieure, qui se continue sans interruption dans le pharynx, formant deux baguettes chitineuses parallèles renforçant le fond des sillons dorsaux épipharyngiens (fig. 9*a-c*).

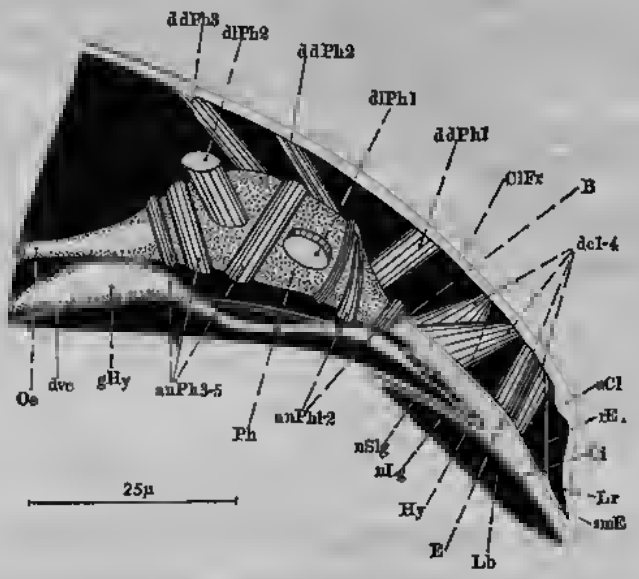

FIG. 32. — *Eosentomon* : stomodeum, vue latérale

Au niveau où la lingua se rattache au corps central endosquelettique, le sillon médian épipharyngien, creusé entre les deux branches postérieures du sclérite [smE] devient un tube à paroi complète (fig. 7). La bouche (B), (fig. 9*c*, 32) se place à ce niveau, marquant le début du stomodeum [s.str.]. En arrière de la bouche, la cavité stomodéale se dilate fortement, formant un pharynx

Source : MNHN, Paris

[Ph], (fig. 9*d-g*, 32, A) volumineux, à peu près parallèle au corps central endosquelettique. Sa section prend la forme de la croix de Saint-André (fig. 9*d-e*). Le pharynx est suivi par un œsophage [Oe], (fig. 9*h*, 32, A) de section circulaire, de faible diamètre (4-5 µ), qui passe sous les lobes protocérébraux ventraux pour se rendre à l'intestin moyen. L'œsophage est dépourvu de tunique musculaire sur toute sa longueur. Les bras tentoriaux-dorsaux de PRELL représentent en fait l'intima chitima chitineuse pharyngienne, ainsi que l'a noté TUXEN (1952).

2. Musculature (fig. 17, 32, A).

Elle est formée uniquement par des fibres radiaires et annulaires.

a. Muscles cibariaux :

Les muscles dilatateurs cibariaux [dc] (fig. 32, A) sont au nombre de quatre paires. Ils sont insérés sur le sclérite médian épipharyngien, et prennent leur origine sur la paroi clypéo-frontale. Les deux premiers [dc1-2] sont inclinés vers l'avant, le troisième [dc3] est incliné vers l'arrière, et le quatrième dilatateur [dc4] est en éventail. Tous ces muscles, ainsi que le muscle [rE] (fig. 32) assurent la mobilité du plafond atrial, qu'ils déprimment.

Le dilatateur ventral du cibarium [dvc] (fig. 17, 32) est constitué par une paire de fibres tendineuses très longues, insérées sur la paroi dorsale de la lingus, et prenant leur origine très loin en arrière, sur le plexus céphalique impair (fig. 17). Ces fibres passent au-dessus du corps central endosquelettique, et se rendent au plexus en passant entre les glandes maxillaires latérales, et au dessus de la commissure tritocéphalique.

b. Muscles pharyngiens :

Ils comprennent des faisceaux de muscles dilatateurs dorsaux, latéraux et annulaires:

— dilatateurs dorsaux pharyngiens [ddPh] (fig. 34, A) : comprenant trois paires de muscles dilatateurs, insérés sur le fond des sillons dorsaux du pharynx, et se rendant à la paroi clypéo-frontale, les deux derniers dilatateurs dorsaux étant fortement inclinés vers l'arrière. Les points d'origine des muscles dilatateurs cibariaux et dilatateurs dorsaux pharyngiens se placent le long d'une ligne longitudinale, placée à égale distance du pseudoculus et de la ligne médiane (fig. 1);

— dilatateurs latéraux pharyngiens [dlPh] (fig. 32, A) : formés par deux paires de muscles longs, insérés sur la paroi latérale pharyngienne, et se rendant horizontalement à la paroi dorso-latérale épicrâniale, eu avant du pseudoculus;

— muscles annulaires pharyngiens [anPh] (fig. 32, A) : le pharynx possède cinq faisceaux annulaires, s'intercalant entre les dilatateurs dorsaux et les dilatateurs latéraux. Le premier muscle annulaire [anPh1] (fig. 32) entoure incomplètement la pharynx, s'insérant de part et d'autre du pharynx, sur le fond des sillons ventraux pharyngiens.

3. Innervation.

Il couvient de distinguer le dilatateur ventral du cibarium des autres muscles stomodéaux.

Le dilatateur ventral du cibarium [dvc] est innervé par la commissure [c1] (fig. 25) des racines ventrales du ganglion frontal.

Les muscles cibariaux autres que le [dvc], et les muscles pharyngiens dépendent du système du ganglion frontal (fig. 25). Le ganglion frontal [GF] (fig. 25, A) occupe chez les Protoures une position particulière, en arrière du pharynx. Il innerve par l'intermédiaire de courts nerfs pharyngiens [nPh1-2] (fig. 25) les muscles annulaires, les dilatateurs dorsaux et latéraux. En avant, le ganglion clypéal dessert par des nerfs cibariaux [uCi1-2] (fig. 25) les dilatateurs cibariaux et le rétracteur épipharyngien. Aucun muscle stomodéal céphalique n'est innervé par le nerf récurrent.

Source : MNHN, Paris

II. ACERENTOMON AFFINE

1. Cavité préorale et stomodéale : squelette (fig. 8, 13, 33, B).

L'atrium est constitué comme celui d'*Eosentomon*. En arrière du niveau de la bouche [B], (fig. 33) on rencontre le pharynx étoilé, conformé comme celui d'*Eosentomon*, et suivi d'un œsophage circulaire, qui se rend à l'intestin moyen en passant entre les lobes protocéphaliques ventraux (fig. B).

Le sclérite médian épipharyngien [smE] (fig. 8) présente vers l'arrière une formation remarquable : l'apodème pharyngien [aPh] (fig. 13). On a dit que le sclérite [smE] possédait deux baguettes chitineuses proximales. Ces deux lames restent en position ventrale, et renforcent le fond des sillons ventraux pharyngiens. En arrière de la bouche, cette couche chitineuse prend une grande extension vers le bas, formant une lame verticale triangulaire, reliant la base des bras antérieurs endosquelettiques à la paroi ventrale pharyngienne. Cette lame est l'apodème pharyngien. Il a été décrit par BERLESE, sous le nom d'apodème tentorio-pharyngien. Cet apodème est relié au pharynx jusqu'au niveau du muscle [anPh2].

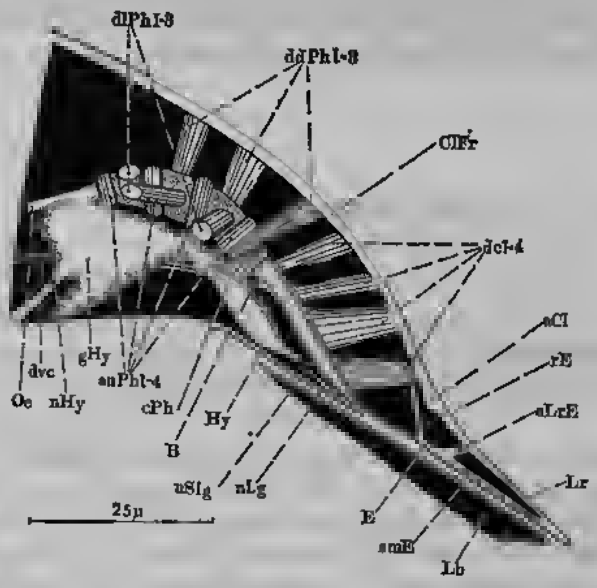

FIG. 33. — *Acerentomon* : stomodeum, vue latérale

2. Musculature.

a. Muscles cibariaux.

La musculature cibariale est semblable à celle d'*Eosentomon*. On rencontre :

— dilatateurs dorsaux-cibariaux [dc1-4] (fig. 33, B) : les dilatateurs cibariaux sont au nombre de quatre paires chez *Acerentomon*, les plus inclinés se situant en avant de la bouche. Ils sont insérés sur le sclérite épipharyngien [smE]. Ils correspondent aux muscles clypéo-pharyngiens [mff] de BERLESE, aux dilatateurs dorsaux [mdd1-3] de FRANÇOIS;

— dilatateur ventral du cibarium [dvc] (fig. 18, 33) : comme chez *Eosentomon*, ce muscle est réduit à un très long tendon, allant de la paroi dorsale de la lingua au plexus céphalique.

Source : MNHN, Paris

b. Muscles pharyngiens :

— dilatateurs latéraux pharyngiens [dlPh] (fig. 33, B) : au nombre de trois paires, ils sont insérés latéralement sur le pharynx. Ils se rendent horizontalement à la paroi épicrâniale dorso-latérale, en avant du pseudoculus. Les deux derniers [dlPh2-3] (fig. 33) ont leurs origines juste en avant du pseudoculus, l'une au-dessus de l'autre, sur la paroi épicrâniale. Ces muscles ont été appelés génopharyngiens [mgf] par BERLESE, et dilatateurs latéraux [mdl] par FRANÇOIS ;

— annulaires pharyngiens [anPh], (fig. 33, B) : au nombre de quatre, ils sont intercalés entre les dilatateurs latéraux. Ils correspondent aux muscles annulaires [mfa] de BERLESE, aux constricteurs annulaires [mca] de FRANÇOIS ;

— compresseur pharyngien [cPh], (fig. 35) : ce muscle particulier, en U renversé, passe au-dessus du pharynx, juste en arrière de la bouche, entre les muscles [dc4] et [ddPh1]. Il se rend aux bras antérieurs endosternaux (fig. 13, 14), à côté du muscle mandibulaire [pdMd].

3. Innervation.

Elle rappelle celle d'*Eosentomon*. Le muscle [dvc] est innervé par la commissure tritocéphalique [c1] (fig. 26), alors que les autres muscles stomodéaux sont desservis par le système du ganglion frontal (fig. 26). Le ganglion frontal [GF] (fig. 26) d'*Acerentomon* dessert par l'intermédiaire des nerfs pharyngiens [nPh1-4] (fig. 26) latéraux les muscles annulaires, dilatateurs dorsaux et latéraux, ainsi que le constricteur. Les dilatateurs cibariaux sont innervés par des nerfs cibariaux [nCi1-3] (fig. 26) sortant du ganglion clypéal. Comme chez *Eosentomon*, aucun muscle n'est innervé par le nerf récurrent.

III. INTERPRÉTATIONS

1. Les mouvements du pharynx.

Chez le genre *Acerentomon*, par suite de l'absence de dilatateurs ventraux pharyngiens et de la présence des apodèmes pharyngiens, la face ventrale du pharynx possède une rigidité suffisante pour que les mouvements soient déterminés par les dilatateurs dorsaux et latéraux seuls, ainsi que l'a écrit BERLESE. On remarquera aussi bien chez *Eosentomon* que chez *Acerentomon* à la fois la puissance des dilatateurs dorsaux, latéraux et cibariaux, et la concentration de la musculature sur une faible longueur du tube stomodéal. Il se forme ainsi une sorte de pompe pharyngienne dont le rôle doit être d'aspirer la nourriture grâce au jeu des divers muscles dilatateurs, et de la refouler dans l'œsophage grâce à la constriction des muscles annulaires pharyngiens. Les Protoures selon STURM (1959) sont mycétophages, et leur nourriture, lorsqu'ils sucent les hyphes mycéliens, doit être vraisemblablement liquide.

2. La musculature pharyngienne des Protoures.

Si l'on compare la musculature stomodéale des Protoures à celle des autres Aptérygotes, on remarque les traits suivants : les muscles longitudinaux dorsaux et ventraux présents chez les Thysanoures (muscles n^{os} 91 et 92 de MATSUDA 1965) sont absents, comme chez les Collemboles. Les Protoures ne possèdent pas de muscles dilatateurs ventraux pharyngiens, alors que ces derniers sont présents chez tous les autres ordres d'Aptérygotes et les Ptérygotes (muscles n^{os} 88-90 de MATSUDA). Chez les Collemboles (FOLSOM 1899),

Source : MNHN, Paris

Denis 1928, Wolter 1963) et les Diploures (Nassonow 1887, Marten 1939, Manton 1964) ils forment des faisceaux puissants, alors qu'ils ont disparu chez les Protoures. On ne peut guère citer que les Anoploures où ces muscles sont absents (Stojanovitch 1945, Ramcke 1964). Enfin les muscles qui, chez les autres Insectes, se rendent à l'orifice buccal, à savoir les dilatateurs dorsaux de la bouche, les rétracteurs de l'angle oral, ainsi que les suspenseurs latéraux de la bouche, sont absents chez les Protoures.

La musculature des Protoures, dans sa portion stomodéale, est donc fort simplifiée.

L'innervation par la commissure *c*1, son trajet intercommisural montrent que le muscle s'insérant sur la lingua est le dilatateur ventral du cibarium, muscle que l'on retrouve chez les autres Aptérygotes et divers Ptérygotes, et qui a été souvent confondu avec les premiers dilatateurs ventraux du pharynx. On reparlera de ce muscle dans le chapitre V, lorsqu'on abordera l'étude de l'hypopharynx.

L'anatomie comparée de la musculature stomodéale entre les deux genres de Protoures permet d'interpréter le constricteur pharyngien (cPh, fig. 33) d'*Acerentomon* comme un muscle annulaire, ou plutôt comme un muscle semi-annulaire qui, entraîné par l'extension des apodèmes pharyngiens, est venu s'attacher sur l'endosquelette. Cette hypothèse est préférable à celle qui voudrait en faire un dilatateur ventral; on ne voit pas pourquoi les Eosentomoïdes auraient perdu ces muscles, alors que les Acerentomidés, qui sont plus évolués, en auraient gardé une paire.

Les dilatateurs latéraux-pharyngiens ne sont pas fréquents. Chez les Aptérygotes, seuls les Thysanoures Machilidés en possèdent (Bitsch 1963 *b*), les Collemboles (Denis 1928, Wolter 1963) et les Thysanoures Lepismatides (Chaudonneret 1950) en étant dépourvus.

Le tableau I résume les homologies entre les différenta muscles stomodéaux.

Apodème pharyngien (aPh, fig. 13) :

Cette formation est particulière aux *Acerentomon*. Il n'est pas possible de la comparer aux bras oraux des Insectes, car chez les Protoures ces bras chitineux se poursuivent sur la face épipharyngienne, et n'ont pas de relation avec ce qui pourrait représenter un suspensorium hypopharyngien.

L'origine de ces apodèmes est incertaine. Peut-être représent-ils ce qui reste des muscles dilatateurs ventraux pharyngiens? Ce n'est pas impossible, si l'on veut tenir compte à la fois de leur position en arrière de la bouche, et de l'absence de tels muscles chez les Protoures. Il faudrait admettre dans ce cas une transformation tendineuse de ces muscles, suivie de leur sclérification, comme pour les ligamenta maxillaires, mandibulaires, et l'endosternite céphalique.

3. La position de la bouche.

On sait que la bouche véritable est située entre la cavité cibariale (atriale chez les Entotrophes), et la cavité pharyngienne. La position de l'orifice buccal est définie habituellement grâce à des critères squelettitiques, musculaires et nerveux. L'utilisation de ces critères est délicate, car chez les Protoures, les dispositions classiques ne se retrouvent pas.

Eosentomon ne possède pas de sclérite rappelant le bras oral des Thysanoures et des Ptérygotes, et l'on a vu que l'apodème pharyngien des *Acerentomon* n'est pas homologue au bras oral. On ne peut donc pas utiliser les critères squelettiques pour repérer la position de la bouche.

D'autre part la musculature stomodéale des Protoures est incontestablement simplifiée. Elle ne possède ni muscles suspenseurs latéraux buccaux, ni rétracteurs de l'angle oral, ni les formations ligamentaires décrites chez les Collemboles sous le nom de ligament tenseur par Denis (1928), et chez les Thysanoures Machilidés sous le nom de formation fibrillaire latéro-buccale par Bitsch (1963 *b*). Ces muscles et ligaments permettent de repérer le niveau de l'orifice buccal.

Source : MNHN, Paris

Enfin, le ganglion frontal n'est pas placé, comme chez les autres Insectes, à l'aplomb de la bouche. Chez les Protoures, il est nettement en arrière du pharynx (GF fig. A, B).

En tenant compte des muscles présents chez les Protoures, on remarquera que le muscle dvc fournit une première indication. Ce muscle, dont on reparlera dans le chapitre V, est inséré chez tous les autres Insectes, en avant de la bouche. Celle-ci doit être recherchée chez les Protourea en arrière de l'insertion du muscle dvc. Juste en arrière apparaît la musculature péristomodéale; il se produit une soudure bilatérale de la région hypopharyngienne avec la paroi épipharyngienne; jusqu'à l'œsophage la cavité stomodéale se dilate brusquement. Il semble donc possible de placer la bouche à ce niveau. Pour nous, elle se situe en avant du muscle anPh1 d'*Eosentomon* (fig. 32, A), et du muscle cPh d'*Acerentomon* (fig. 33). Le ganglion frontal des Protoures a été rejeté en arrière du pharynx (fig. A, B).

Chez les Protoures, la bouche est représentée, pour son plan, par un cercle à peu près transverse à l'axe du pharynx, entre les muscles dvc et anPb1, ou entre les muscles dvc et cPh.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V

L'HYPOPHARYNX

On mettra au compte de l'hypopharynx deux formations : une impaire, la lingua, et une paire, les superlangues.

L'hypopharynx des Protoures était mal connu, et seuls PRELL et FRANÇOIS l'ont brièvement décrit. Il est curieux de remarquer que BERLESE ne semble pas s'en être soucié, alors que ses figures 128-129 (planche XIII de la « Monografia ») montrent qu'il l'avait aperçu et dessiné.

I. EOSENTOMON TRANSITORIUM

1. Squelette.

a. Lingua.

La lingua [Lg], (fig. 7, 9, 11, 12, 32) d'*Eosentomon* est une pièce impaire fusiforme, de section triangulaire. Sa face dorsale est horizontale. La lingua est creuse, sa cavité entrant en relation avec celle des superlangues, et avec la cavité générale en arrière de la bouche (fig. 32).

Alors que la face dorsale reste membraneuse, les deux autres faces latérales sont sclérifiées sur toute leur longueur. Cette sclérification pariétale est le sclérite hypopharyngien [sH], (fig. 11, 12), ayant l'aspect d'une gouttière en V (fig. 9*a-c*). En arrière, ce sclérite rejoint le corps central endosquelettique (fig. 9*d*, 11, 12). On ne doit pas les confondre avec un suspensorium hypopharyngien, ce sclérite n'ayant pas de relation avec le stomodeum.

b. Superlangues.

Les superlangues [Slg], (fig. 7, 9, 11, 12) sont très réduites chez *Eosentomon*. Elles se présentent comme deux petits lobes membraneux de la lingua, placés dans l'atrium entre la lingua et la mandibule, et insérés dorso-latéralement sur la lingua. La cavité des superlangues débouche dans celle de la lingua.

2. Musculature.

Elle se réduit à un seul muscle, déjà décrit dans le chapitre précédent : le dilatateur ventral du cibarium [dvc], (fig. 17, 32). Ce muscle s'insère sur la face dorsale de la lingua, en avant de la bouche, et prend son origine très loin en arrière, sur le plexus céphalique, après avoir été innervé par la commissure tritocéphalique [c1], (fig. 25). Aucun autre muscle ou formation ligamentaire ou dissépimentaire ne peut être rapporté à l'hypopharynx des Protoures.

Ce muscle se retrouve chez tous les autres Aptérygotes et de nombreux Ptérygotes. Il est homologue au muscle superlingual « s » de DENIS (1928) des Collemboles. Il est probable qu'il correspond au muscle rétracteur hypopharyngien [mr] de *Japyx* décrit par VERHOEFF (1904), au muscle superlingual de *Campodea* décrit par MANTON (1964). BITSCH (1963*b*) et CHAUDONNERET (1950) l'ont décrit chez les Thysanoures.

Typiquement, tous les Insectes ont des dilatateurs ventraux stomodéaux, et il convient de distinguer le plus antérieur d'entre eux, sous le nom de dilatateur ventral du cibarium. Cette distinction a été établie par DENIS (1928), reprise par CHAUDONNERET (1950). Pour diverses raisons, ce muscle, pair ou secondairement impair, mérite une attention particulière. Il est innervé par la commissure [c1], il passe entre les commissures [c1] et [c2] du tritocerebrum, et son insertion se place en avant du pharynx et de l'orifice buccal.

Ce muscle n'est pas particulier aux Aptérygotes, et il existe chez les Insectes qui n'ont pas de superlangues. Il a été retrouvé chez les Psoques par BADONNEL (1934) : muscle superlingual n° 34, chez *Dytiscus* par HOLSTE (1910) : muscle tentorio-pharyngealis,

Source : MNHN, Paris

pour ne citer que deux exemples. On trouvera dans les travaux de BITSCH (1963*b*) et de MATSUDA (1965) la liste des divers ordres où ce muscle, appelé tentorio-pharyngien par MATSUDA et portant le n° 80 de son schéma musculaire, a été retrouvé. Il conserve son innervation particulière, même lorsque les superlangues sont absentes, comme chez les Thysanoures Lépismatides (CHAUDONNERET 1950).

L'origine de ce muscle est particulière chez les Protoures. Alors que dans tous les autres ordres où il a été retrouvé, ce muscle provient de la partie antérieure du tentorium ou de l'endosternite, chez les Protoures, on a dit que le muscle [dvc] est originaire du plexus céphalique, (fig. 17), c'est-à-dire d'un endosternite postérieur placé à la limite labio-prothoracique. Il est probable que par suite des modifications apportées à l'endosquelette céphalique par la microcéphalie, en particulier le rapprochement des fulturae, l'origine de ce muscle a été repoussée vers l'arrière, le long des bras endosquelettiques postérieurs.

3. Innervation.

La masse sous-œsophagienne, au niveau des racines des nerfs gnathaux, envoie vers l'avant deux nerfs hypopharyngiens [nHy], (fig. 20, 21, 32), de fort diamètre, qui remontent entre les bras postérieurs proximaux, pour desservir un volumineux ganglion hypopharyngien pair [gHy], (fig. 32), placé entre le corps central endosquelettique et le pharynx. Chaque ganglion hypopharyngien est accolé contre son symétrique dans le plan sagittal; il envoie vers l'avant un long nerf qui passe sous les muscles mandibulaires [pdMd], longe le corps central et passe dans l'hypopharynx; il se divise alors en un nerf lingual [nLg], (fig. 32) et un court nerf latéral superlingual [nSlg], (fig. 32). Les ganglions hypopharyngiens possèdent en plus des cellules nerveuses quelques cellules à noyau volumineux, dont le cytoplasme possède des inclusions colorées par le vert lumière et l'azan. Les méthodes histologiques utilisées ne permettent pas de préciser s'il s'agit d'éléments neurendocrines, ou si ces cellules déversent la sécrétion dans la cavité atriale.

II. ACERENTOMON AFFINE

1. Squelette.

a. Lingua (fig. 8, 13, 14).

La lingua d'*Acerentomon* [Lg], (fig. 8, 13, 14) est conique, allongée, aplatie latéralement à son apex. Ses faces latérales sont rendues rigides par la présence de deux sclérites hypopharyngiens [sH], (fig. 13, 14), reliés à l'endosquelette comme chez *Eosentomon*.

b. Superlangues (fig. 8, 13, 14).

Les superlangues [Slg], (fig. 8, 13, 14) sont coniques, entièrement membraneuses, insérées dorso-latéralement sur la lingua. La cavité des superlangues débouche, comme chez *Eosentomon*, dans celle de la lingua.

2. Musculature.

Elle rappelle le genre précédent. On peut rapporter au compte de la musculature hypopharyngienne un seul muscle : le dilateur ventral du cibarium [dvc], (fig. 18, 33), identique en tous points à celui d'*Eosentomon*.

3. Innervation.

La masse sous-œsophagienne envoie vers l'avant deux nerfs hypopharyngiens [nHy], (fig. 21, 22, 33); chaque nerf remonte vers un volumineux ganglion hypopharyngien [gHy], (fig. 33), placé au-dessus du corps central endosquelettique. Comme chez *Eosentomon*, chaque ganglion est accolé dans le plan sagittal à son symétrique; il fournit à l'hypopharynx deux nerfs : un médian à la lingua [nLg], (fig. 33) et un latéral à la superlangue [nSlg], (fig. 33). Comme chez *Eosentomon*, le ganglion hypopharyngien possède des cellules sécrétrices, à inclusions volumineuses, colorées par le vert lumière. Le ganglion hypopharyngien a été vu par BERLESE : c'est le ganglion qu'il appelle maxillaire [gm], (fig. 132 de la planche XIII).

Source : MNHN, Paris

III. INTERPRÉTATIONS

1. Valeur morphologique de la lingua.

A la suite des études embryologiques d'HEYMONS (1901) qui font autorité, et des études anatomiques d'HOLMGREN (1909), il est classique de considérer la lingua des Insectes comme résultant de la transformation de territoires sternaux céphaliques. Le nombre des métamères entrant dans la composition de la lingua a été discuté, et la plupart des morphologistes en admettent actuellement quatre : les trois gnathaux et le tritocéphalique; ce nombre de métamères, si l'on admet l'existence d'un segment superlingual, s'élève à cinq pour certains auteurs. La question de la valeur morphologique des superlangues sera discutée dans le paragraphe suivant.

On peut se demander si l'interprétation classique de la lingua s'applique aux Aptérygotes entotrophes. Une lingua de Protoure comprend-elle les mêmes éléments métamériques connus chez les Thysanoures et les Ptérygotes? PRELL avait admis que l'hypopharynx des *Eosentomon* était formé à partir des sternites mandibulaires et maxillaires. En fait, les Protoures ne constituent pas un ordre d'Insectes favorable à l'étude du problème de l'hypopharynx, par suite de la réduction des structures, la simplification de la musculature et de l'innervation, et l'absence de données embryologiques. Par contre, les Collemboles et les Diploures fournissent des indications importantes.

— Collemboles :

La lingua des Collemboles a été décrite par de nombreux auteurs. Les descriptions les plus précises ont été faites par FOLSOM (1899), HOFFMANN (1905, 1908), DENIS (1928), WOLTER (1963) et MANTON (1964). Les faits suivants sont à retenir : chez les Collemboles, la lingua est reliée ventralement aux fulturae, et dorsalement selon MANTON, au sclérite appelé bras antérieur tentorial par HOFFMANN (1905) et DENIS (1928) chez *Tomocerus*, apodème tentorial antérieur par MANTON (1964). La lingua des Collemboles reçoit, en plus du muscle dilatateur ventral du cibarium, l'origine des muscles mandibulaires les plus antérieurs. Ces muscles, notés muscles mandibulaires IV et V par DENIS et WOLTER, protruseurs 1-2 par HOFFMANN, se rendent à la paroi linguale chez *Anurida*, aux bras antérieurs chez *Tomocerus*. L'invervation est mal connue. FOLSOM (1899, 1900), HOFFMANN (1908), WILLEM (1900) et MUKERJI (1932) indiquent la naissance d'un nerf hypopharyngien distinct, issu de la région antérieure de la masse sous-œsophagienne, se renflant en un volumineux ganglion, selon WILLEM et HOFFMANN. Ce ganglion rappelle fort bien celui des Protoures. DENIS (1928) chez le Collembole *Anurida maritima*, CASSAGNAU & JUBERTHIE (1967 *a*, 1967 *b*) chez diverses espèces d'Arthropléones ont décrit un nerf hypopharyngien, issu de la masse sous-œsophagienne, mais l'anatomie comparée du système nerveux montre que ce nerf doit être considéré comme la racine ventrale du ganglion frontal. Chez *Anurida*, DENIS a décrit l'innervation de la région infra-orale hypopharyngienne à partir d'un nerf tritocérébral, le tritocerebrum étant encore en partie incorporé dans la masse sous-œsophagienne chez cette espèce. Cette innervation tritocéphalique n'est pas particulière aux Collemboles : BITSCH (1963) a décrit un organe sensoriel latéro-buccal infra-oral chez les Thysanoures Machilidés, recevant une innervation que l'auteur dit tritocérébrale. D'autre part, chez les Ptérygotes, on a décrit des nerfs tritocérébraux désservant l'hypopharynx : chez les Hyménoptères (JANET 1900), les Psocoptères (BADONNEL 1934), etc.

Les embryologistes (UZEL 1898, FOLSOM 1900, HOFFMANN 1911, PHILIPTSCHENKO 1912, BRUCK-MOSER 1965) indiquent que la lingua des Collemboles apparaît comme une saillie ventrale, placée soit au nivesu des mandibules, entre les ébauches de ces dernières, soit entre mandibules et maxilles.

— Diploures :

La lingua des Diploures rappelle celle des Collemboles, étant soutenue ventralement par les fulturae. On sait seulement que les Diploures doivent posséder un muscle dilatateur ventral du cibarium. L'innervation est inconnue.

L'embryologie (UZEL 1898, SILVESTRI 1933) rappelle celle des Collemboles.

Les études embryologiques indiquent que la lingua des Collemboles et des Diploures est d'origine sternale, ce que confirme l'origine des muscles mandibulo-hypopharyngiens, qui sont des muscles ventraux sterno-appendiculaires. Il doit en être de même pour les Protoures.

Source : MNHN, Paris

On a indiqué où se trouvaient les restes des sternites labiaux et maxillaires chez les Aptérygotes entotrophes : dans les fulturae. Si l'on tient compte du fait qu'aucun muscle maxillaire ne pénètre dans la lingua, et que par contre chez le Collembole *Anurida maritima* des muscles mandibulaires se rendent à la base de la lingua, on peut attribuer la plus grande partie de la lingua des Entotrophes au segment mandibulaire, la part du segment maxillaire devant être nulle ou du moins très réduite. La portion infra-orale, recevant des nerfs tritocéphaliques, ainsi que l'insertion du muscle tritocéphalique dvc, est à rapporter au segment intercalaire. Ces conclusions peuvent s'appliquer aux Protoures, où l'on rencontre successivement d'arrière en avant les sternites labiaux et maxillaires inclus dans les fulturae, le sternite mandibulaire représenté par le sclérite bypopbaryngien, et enfin un territoire sternal tritocéphalique, indiqué par l'insertion du muscle dvc.

2. Valeur morphologique des superlangues.

Les superlangues des Insectes, appelées à tort paraglosses par beaucoup d'auteurs, ont donné lieu à de nombreuses controverses. Diverses théories ont été émises sur la valeur morpbologique de ces formations bypopbaryngiennes.

Rappelons d'abord que les superlangues n'appartiennent pas exclusivement aux Aptérygotes. On les retrouve chez les Ptérygotes inférieurs, et d'une façon sporadique, dans divers ordres. On se reportera principalement aux travaux d'Evans (1921) et de Matsuda (1965) qui énumèrent les divers ordres possédant des superlangues ou des formations pouvant être interprétées comme des vestiges de superlangues. Comme pour la lingua, on sera obligé de faire appel à l'anatomie comparée, ainsi qu'à l'embryologie des divers ordres d'Insectes possédant des superlangues, leur extrême réduction et la simplification de l'innervation n'étant pas favorable chez les Protoures à l'étude des problèmes de l'hypopbarynx.

— Collemboles :

Les superlangues ont été décrites par de nombreux anatomistes, et l'on trouvera dans le travail de Folsom (1900) une liste des synonymes. On attirera l'attention sur une formation squelettique décrite par Folsom (1899), Hoffmann (1905) et Denis (1928) sous le nom de bras tentorial antérieur, et par Manton (1964) sous le nom d'apodème tentorial antérieur. Selon Manton, et contrairement à Hoffmann, ces bras chitineux en avant servent de sclérite superlingual : c'est la branche ii de l'apodème de Manton. Il nous a été possible de vérifier le bien fondé des descriptions de Manton chez les Collemboles *Isotomurus palustris* et *Sminthurus viridis*. Ce sclérite, à son extrémité distale, renforce latéralement la paroi superlinguale. A son extrémité proximale se trouve l'origine de la première paire d'adducteurs mandibulaires, dont on a parlé dans le paragrapbe consacré à la lingua.

Aucun muscle ne pénètre dans la cavité des superlangues, et les muscles appelés superlinguaux par Denis (1928) sont à rapporter au compte du dilatateur ventral du cibarium. L'innervation des superlangues, selon Willem (1900) et Hoffmann (1908) se fait à partir du ganglion médian hypopharyngien, comme chez les Protoures.

L'embryologie nous apprend que les ébauches des superlangues apparaissent comme des lobes ventraux, indépendants de la saillie linguale, et placés entre lingua et mandibules. Ces lobes apparaissent plus tardivement que les ébauches appendiculaires mandibulaires et intercalaires. Le neuromère superlingual de Folsom (1900) n'a pas été retrouvé par Philiptschenko (1912) et Bruckmoser (1965), qui nient formellement sa présence.

— Diploures :

Les fulcres se subdivident distalement en quatre bras : deux passent au service de la lingua, et les deux autres au service des superlangues. Les muscles superlinguaux de *Campodea* décrits par Manton (1964) sont à rapporter, selon toute vraisemblance, au compte des dilatateurs ventraux du cibarium, comme chez les Collemboles. L'innervation est inconnue. L'embryologie selon Uzel (1898) et Silvestri (1933) rappelle celle des Collemboles.

Source · MNHN, Paris

— Thysanoures et Ptérygotes :

On se reportera aux travaux de PILLON (1950) et BITSCH (1963 *b*) pour les Thysanoures Machilidés, et à ceux de VAYSSIERE (1882), VASSAL (1939), STRENGER (1953) et NOARS (1961, 1962) pour les larves d'Ephémères, où les superlangues sont bien développées. On retiendra les points suivants :

— aucun muscle ne pénètre dans les superlangues et s'attache à leur pourtour. Il en est de même pour les paragnathes des Crustacés (on admettra l'homologie entre superlangues et paragnathes). Les muscles décrits par HENRY (1948), avec un rôle moteur des paragnathes sont à vérifier chez les Crustacés.

— l'innervation des superlangues, là où elle est connue, se fait soit par un rameau d'un nerf mandibulaire : « nerf « y » de VASSAL, nerf n° 19 de NOARS chez les Ephémères, soit par un nerf naissant à proximité d'un nerf mandibulaire sur la masse sous-oesophagienne : nerf nslg de BITSCH chez les Machilidés. En plus il s'ajoute une branche issue du nerf lingual : branche « a » de BITSCH chez les Machilidés, rameau ascendant du nerf lingual de VAYSSIERE, nerf n° 20 de NOARS chez les Ephémères. L'innervation des superlangues des Plécoptères et des formations représentant selon EVANS (1921) des vestiges de superlangues n'est pas connue. Leur origine embryonnaire n'a pas été étudiée.

— Les ébauches des superlangues d'Ephémères ont été décrites dans le travail d'HEYMONS (1896); leur position rappelle celle des Collemboles et des Diploures.

Les hypothèses proposées.

Elles ont été exposées en détail dans les travaux de DENIS (1928) et de BITSCH (1963 *b*). On se contentera de les rappeler brièvement. Elles se subdivisent en deux groupes :

1° pour les uns, les superlangues sont des dérivés sternaux, soit :

a. mandibulaires : c'est la théorie classique, soutenue par VERHOEFF (1905), BERLESE (1909), SNODGRASS (1935, 1951) WEBER (1952), MATSUDA (1965), BRUCKMOSER (1965);

b. Mandibulo-maxillaires : pour SILVESTRI (1933), SNODGRASS (1950);

c. Maxillaires : pour BADONNEL (1934).

2° pour d'autres auteurs, les superlangues sont des appendices, appartenant à un métamère :

a. Tritocéphalique : pour HOLMGREN (1909), HIRSCHLER (1909);

b. Mandibulaire, en tant que partie détachée de la mandibule (HOFFMANN 1911);

c. Superlingual : placé entre la mandibule et la maxille (FOLSOM 1900), ou entre les segments mandibulaires et tritocéphaliques pour DENIS (1928, 1949), CHAUDONNERET (1950, 1956 *a*), BITSCH (1963);

d. Maxillaire : c'est la théorie maxillulaire, comparant les superlangues aux maxillules (mx 1) des Crustacés, théorie soutenue par PACKARD (1971), HANSEN (1893), CARPENTIER (1903), BÖRNER (1904, 1909 1914), EVANS (1921), HENRIKSEN (1928).

Les superlangues des Insectes ont été homologuées aux paragnathes des Crustacés par CRAMPTON (1917, 1921), HOLMGREN (1920), DENIS (1928), HENRY (1948), CHAUDONNERET (1955, 1956), BITSCH (1963). A la suite des travaux de CHAUDONNERET, cette homologie soutenue dès 1893 par HANSEN semble bien établie. On trouvera dans le travail de BITSCH (1963) un résumé des argumenta tirés de l'anatomie comparée et plaidant en faveur de cette homologie. Toutefois, le problème de la valeur morphologique des superlangues des Insectes et des paragnathes des Crustacés reste à résoudre.

Analyse critique des différentes théories.

1.*a.* Les études embryologiques montrent que les superlangues apparaissent au niveau des ébauches mandibulaires, et médialement à ces dernières. Leur position les a fait interpréter comme des dérivés ster-

Source : MNHN, Paris

naux, puisqu'elles ne sont pas placées sur la ligne longitudinale joignant les ébauches des vrais appendices, mais médialement par rapport à cette ligne.

Aucun muscle pouvant être rapporté à un appendice ne pénètre dans les superlangues, et les descriptions de BITSCH (1963) montrent qu'il semble abusif d'accorder une allure appendiculaire aux superlangues des Machilidés, avec lobes et palpe, ainsi que l'ont fait CARPENTER (1903) et BÖRNER (1904, 1914). Si les superlangues des Insectes sont de nature appendiculaire, il ne subsiste ni musculature ni segmentation apparente.

L'innervation des superlangues, là où elles est connue, chez les Machilides et les larves d'Ephémères, se fait, soit par une branche d'un nerf mandibulaire, soit par un nerf sortant de la masse sous-oesophagienne au voisinage immédiat d'un nerf mandibulaire. Cette innervation tend à rattacher les superlangues au segment mandibulaire.

La musculature mandibulaire des Collemboles présente un intérêt certain. Si l'on admet que le muscle mandibulaire noté 1V + V par DENIS (1928) et WOLTER (1963), et 7 + 8 par MANTON (1964) est homologue aux muscles 1V + V décrit chez *Anurida maritima* par DENIS et WOLTER, aux muscles adm2 des Machilides (BITSCH 1963), adh de *Thermobia* (CHAUDONNERET 1950), adh des Epbémères (NOARS 1961), KL du shéma de SNODGRASS (1935), il semble possible d'admettre que le sclérite appelé bras tentorial antérieur par FOLSOM soit un dérivé sternal dépendant du domaine mandibulaire, et se prolongeant sur les faces latérales des superlangues.

Cette formation chitineuse mériterait une étude détaillée, car si les descriptions de MANTON sont exactes, elles pourraient plaider en faveur de l'interprétation des superlangues en tant que dérivé sternal mandibulaire chez les Collemboles.

1.*b*. La conception de SILVESTRI, qui voulait tenir compte de la position des ébauches superlinguales chez *Japyx major* n'est guère soutensble, car aucun muscle ou fibre nerveuse pouvant être rattachée au segment maxillaire ne semble pénétrer directement dans les superlangues, même à leur base. Le sternite maxillaire se retrouve dans les fulturae, en arrière de l'bypopharynx.

1.*c*. Pour les raisons énumérées en 1*b*, la théorie de BADONNEL ne semble pas soutenable.

2.*a*. L'bypothèse d'HOLMGREN peut être éliminée, car d'une part chez les Crustacés, les antennes (a2) coexistent avec les paragnathes, et, d'autre, par chez les embryons d'Insectes, les ébauches des superlangues et des appendices intercalaires sont nettement distinctes (UZEL 1898, BRUCKMOSER 1965).

2.*b*. L'bypothèse d'HOFFMANN n'a pas été confirmée par les travaux d'embryologie de SILVESTRI et BRUCKMOSER. Les ébauches mandibulaires et superlinguales sont indépendantes. Il faudrait admettre, si l'on suit les idées d'HOFFMANN, une dissociation de l'appendice mandibulaire, en mandibule s.str. et en une partie hypopharyngienne. L'bypothèse d'HOFFMANN a été critiquée d'ailleurs par DENIS (1928, p. 299).

2.*c*. L'hypothèse de FOLSOM est discutable. Son neuromère supplémentaire n'a pas été retrouvé, et PHILIPTSCHENKO et BRUCKMOSER nient sa présence. Les nerfs superlinguaux connus, ainsi que les nerfs paragnathaux naissent soit au niveau des nerfs mandibulaires, soit en avant, et non en arrière de ces derniers. Les études précises de CHAUDONNERET (1955) l'ont démontré.

2.*d*. La théorie maxillaire peut être éliminée, car chez les Crustacés, on trouve en même temps les paragnatbes et les mx1.

B reste l'hypothèse 2c soutenue par DENIS (1928), qui place le segment superlingual entre le segment mandibulaire et le segment intercalaire. L'bypothèse de DENIS a été reprise par CHAUDONNERET et BITSCH, ce dernier auteur étant plus nuancé dans ses conclusions que ses prédécesseurs. Les auteurs ont utilisé, pour démontrer la nature appendiculaire des superlangues des Insectea et la présence d'un neuromère supplémentaire, des arguments tirés de l'embryologie et de l'anatomie, notamment la musculature et l'innervation.

Les preuves embryologiques étaient basées sur la découverte par FOLSOM (1900) chez le Collembole *Anurida* d'un neuromère supplémentaire. On a indiqué que ce neuromère n'a pas été retrouvé. S'il existe un métamère superlingual supplémentaire, on pourrait s'attendre à retrouver des traces de cavités coelo-

Source : MNHN, Paris

miques correspondant à ce segment. A notre connaissance, de telles cavités coelomiques n'ont pas été observées, et le récent travail de SCHOLL (1964), complétant l'étude de WIESMANN (1926) sur *Carausius morosus*, ne permet pas d'affirmer l'existence d'un coelome superlingual.

L'étude du système nerveux céphalique central des Protoures nous montre qu'il n'y a pas lieu d'attribuer au muscle dilatateur ventral du cibarium une appartenance métamérique particulière. Pour nous, ce muscle reçoit un nerf tritocéphalique.

Les tenants de la nature appendiculaire des superlangues ont fait ressortir l'innervation de ces formations, en particulier le fait que les nerfs desservant les superlangues possèdent sur la chaîne nerveuse centrale une origine antérieure par rapport aux nerfs mandibulaires. Les études anatomiques ont montré que l'innervation superlinguale se fait soit par un rameau d'un nerf mandibulaire chez les larves d'Epbémères, soit en partie par un nerf issu du ganglion lingual d'origine labio-mandibulaire chez les Thysanoures Machilidés. Si l'on admet que les divers éléments d'un même métamère sont desservis par le ganglion nerveux de leur métamère, dans leur totalité, on doit alors attribuer les superlangues des Epbémères et au moins la base des superlangues des Machilides au segment mandibulaire.

En conclusion, il semble que la nature appendiculaire des superlangues ne soit pas soutenable, ni son appartenance à un métamère particulier. L'bypopharynx des Aptérygotes entotrophes apparaît comme une formation vraisemblablement d'origine sternale mandibulo-tritocéphalique.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VI

LA MANDIBULE

I. EOSENTOMON TRANSITORIUM

1. Squelette (fig. 9, 34).

La mandibule d'*Eosentomon* a été décrite par divers auteurs, en particulier par Berlese, Prell, Tuxen (1963*b*, 1964), et Copeland (1964).

La mandibule comprend un corps fortement allongé, où il est possible de distinguer une partie molaire [mol], (fig. 34) et une partie incisive [inc], (fig. 34) terminale. La partie incisive, placée à l'apex de la mandibule, se réduit à une pointe mousse pourvue de minuscules denticulations terminales et de quelques striations (fig. 34). La partie molaire est très réduite; elle est représentée par la paroi mandibulaire interne située en avant du point de libération de la pièce gnathale dans l'atrium. Cette paroi, plus épaisse que celle de la face externe de la mandibule, forme une légère saillie. Sa surface, à ce niveau, est plane (fig. 9*b*).

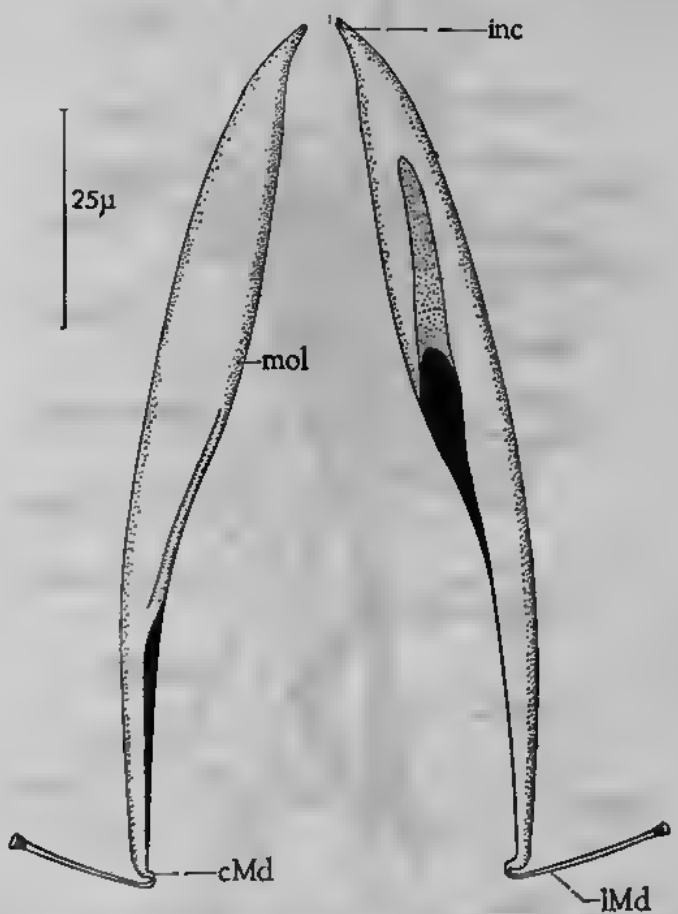

Fig. 34. — *Eosentomon* : mandibule, squelette : vue dorsale à gauche, vue ventrale à droite

Plus en arrière, en coupe transverse, la mandibule se présente comme un demi-cercle ouvert vers l'intérieur. La cavité mandibulaire débouche alors dans le mixocoele (fig. 9*e-h*, 34). Le bord dorsal se réfléchit vers le haut, formant une courte crête d'insertion pour les muscles rotateurs et le protracteur distal (fig. 34, 35).

Source : MNHN, Paris

On remarquera que l'ouverture de la cavité mandibulaire, qui dans sa partie postérieure est latérale, devient ventrale avant que la mandibule se libère dans l'atrium. La paroi ventrale mandibulaire reste en outre faiblement sclérifiée sur une grande partie de sa longueur. Cette paroi faiblement sclérifiée, vue par transparence, donne l'illusion d'une fente, la « cleft » de TUXEN (1964).

La mandibule se termine par un condyle postérieur, de très faible taille, souvent inaperçu de nos devanciers [cMd], (fig. 34). PRELL avait décrit une formation reliant ce condyle à la paroi céphalique. Cette formation est placée perpendiculairement à l'axe de la mandibule; elle prend son origine sur l'epicranium en arrière du pseudoculus. Ce ligament mandibulaire [lMd], (fig. 34), appelé bâtonnet articulaire de la mandibule par PRELL, est relié à la paroi céphalique par un faisceau de tonofibrilles. Indiquons à la suite de PRELL qu'il résiste fort bien aux solutions de potasse, même bouillantes, et à l'acide lactique. Toute trace de glène articulaire mandibulaire a disparu sur l'epicranium.

La mandibule des Protoures occupe une position horizontale dans la capsule céphalique. Nous n'insisterons pas sur ce fait bien connu depuis SILVESTRI; nous renvoyons le lecteur au chapitre I pour les descriptions des plis oraux et des poches gnathales mandibulaires. On se contentera de rappeler que la poche gnathale mandibulaire se termine au niveau du condyle mandibulaire. Le ligament mandibulaire traverse la cavité mixocoelienne sans servir de renforcement aux poches gnathales.

2. Musculature (fig. 35).

La musculature de la mandibule comprend seulement des muscles crâniens et des muscles endosternaux.

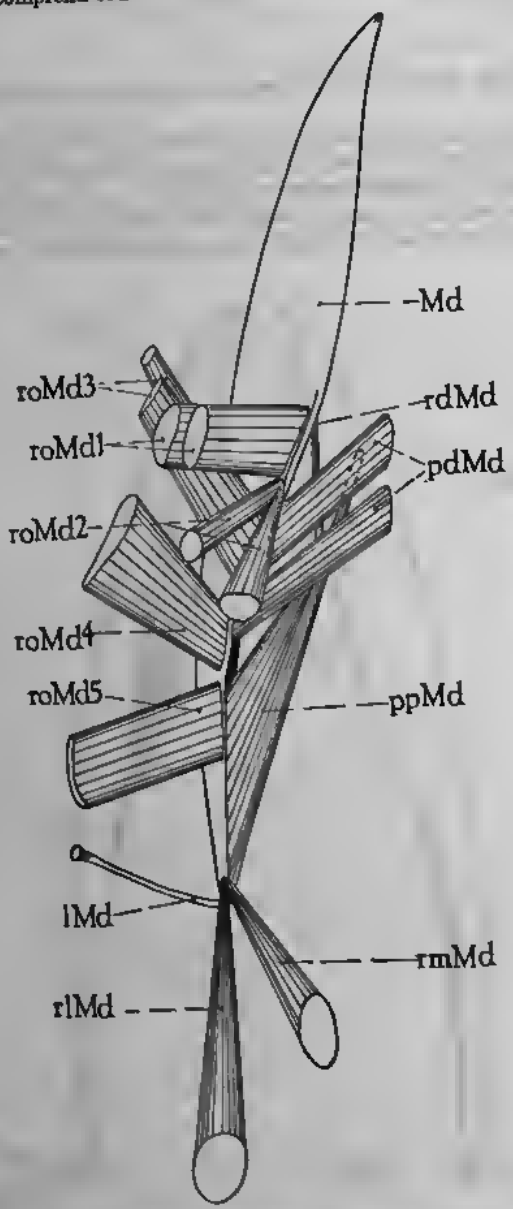

FIG. 35. — *Eosentomon* : musculature mandibulaire, vue dorsale

a. Muscles crânio-mandibulaires (fig. 35, 1, 3).

On les subdivisera en deux groupes aux fonctions distinctes : les rotateurs latéraux et les rétracteurs proximaux.

— rotateur 1 [roMd1] : formé par deux faisceaux plats, insérés dorsalement au niveau de la fermeture de la cavité mandibu-

Source : MNHN, Paris

laire, et se dirigeant horizontalement vers la paroi céphalique, où ils prennent leur origine au-dessous du muscle dilatateur latéral pharyngien 1 [dlPh1];

— rotateur 2 [roMd2] : inséré dorsalement en arrière du [roMd1], il se dirige horizontalement vers l'arrière; son origine est placée au-dessous du dilatateur latéral pharyngien 2 [dlPh2];

— rotateur 3 [roMd3], inséré dorsalement en arrière du [roMd2], il se dirige très obliquement vers l'avant et le bas; son origine se place au-dessous des [roMd1];

— rotateurs 4 et 5 [roMd4 et 5] : ces deux muscles insérés sur la marge dorsale se dirigent obliquement vers le bas, l'un vers l'avant [roMd4], l'autre vers l'arrière [roMd5]. Leurs origines se situent de part et d'autre du pseudoculus;

— rétracteur proximal médian [rmMd] : inséré sur le rebord mandibulaire dorsal, immédiatement en avant du condyle, il prend son origine sur l'epicranium, en avant du muscle maxillaire [rest]. L'axe de ce muscle coïncide avec celui de la mandibule. Il semble avoir été vu par PRELL sous le nom de protruseur;

— rétracteur proximal latéral [rlMd], inséré à côté du [rmMd], il se dirige obliquement vers la capsule crânienne, où il se fixe latéralement au muscle maxillaire [rest].

b. Muscle endosterno-mandibulaires (fig. 35).

— protracteur distal [pdMd] : son insertion se place sur la marge dorsale interne de la mandibule, au niveau des [roMd3 et 4]. Les faisceaux composant ce muscle sont originaires de la lame sagittale dorsale du fulcro-endosternum (fig. 1-2);

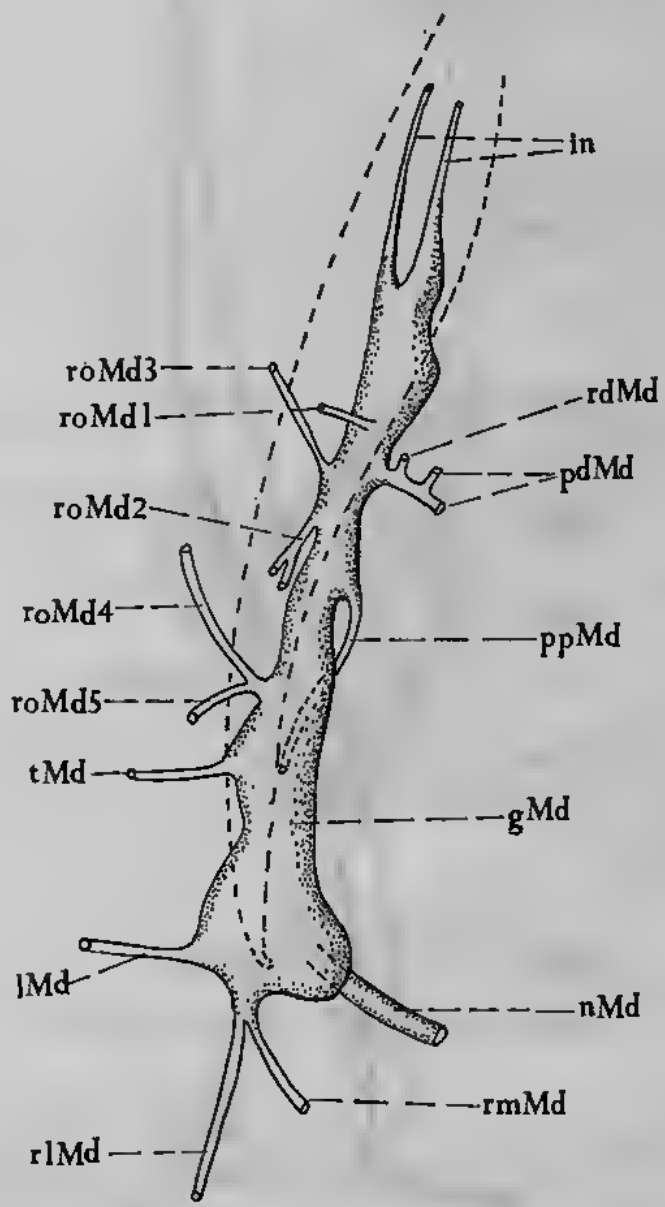

FIG. 36. — *Eosentomon* : innervation mandibulaire, vue dorsale

Source : MNHN, Paris

— protracteur proximal [ppMd] : il prend son origine sur le fulcro-endosternum par l'intermédiaire d'un tendon et s'insère sur toute la surface proximale de la cavité mandibulaire;

— rétracteur distal [rdMd] : c'est un muscle très grêle, inséré aur le rebord ventral distal, et provenant du tendon mandibulaire du [ppMd]. Il semble avoir été vu par PRELL sous le nom de rotateur.

3. Innervation (fig. 36).

On a représenté sur la figure 36 l'innervation mandibulaire d'*Eosentomon*. Il existe un seul nerf mandibulaire [nMd], (fig. 20, 36), provenant de l'avant de la masse sous-œsophagienne. Ce nerf remonte vers le haut presque verticalement pour atteindre la mandibule au niveau du condyle. Ce nerf s'épanouit alors en un volumineux ganglion mandibulaire [gMd], placé au-dessus du corps mandibulaire, la cavité de la mandibule étant occupée par le muscle [ppMd]. Ce ganglion, au niveau des muscles [roMd1], glisse sur le côté médian et passe dans la cavité mandibulaire, donnant des nerfs sensoriels desservant la partie incisive [inc].

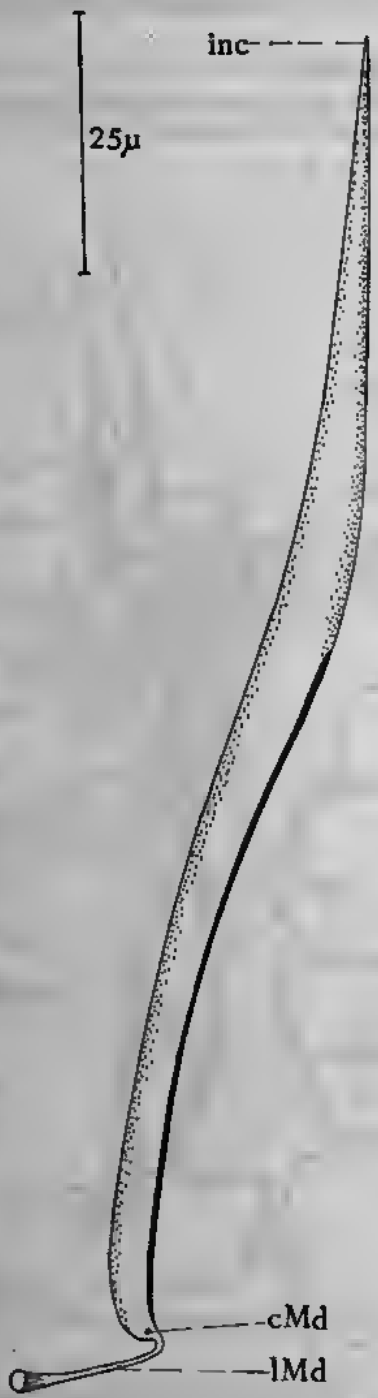

FIG. 37. — *Acerentomon* : mandibule, squelette : vue dorsale

Source : MNHN, Paris

Les nerfs moteurs mandibulaires sont issus directement de ce ganglion. En arrière, il envoie deux nerfs aux rétracteurs céphaliques. Latéralement, il envoie successivement des nerfs au ligament, aux divers rotateurs, et un nerf tégumentaire [tMd] au niveau du muscle [roMd5]. Médialement, le ganglion fournit les nerfs des muscles endosternaux mandibulaires.

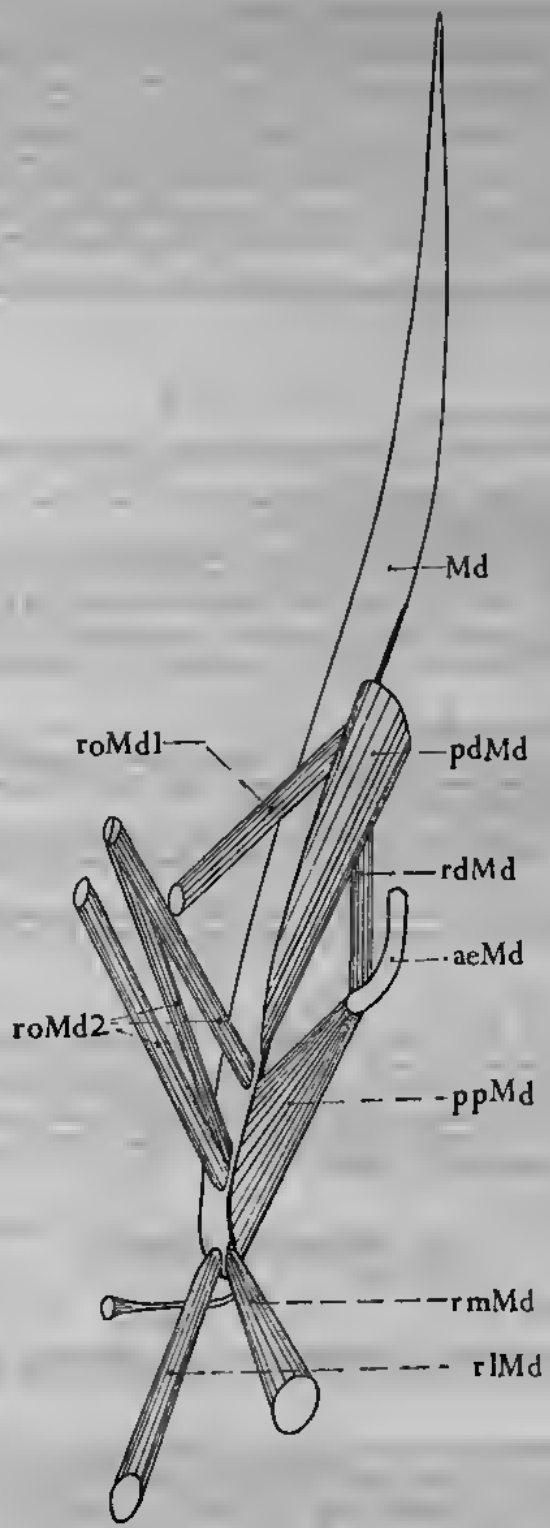

FIG. 38. — *Acerentomon* : musculature mandibulaire, vue dorsale

Source : MNHN, Paris

II. ACERENTOMON AFFINE

1. Squelette (fig. 37).

Le mandibule des *Acerentomon* a été souvent représentée, en particulier par SILVESTRI, BERLESE, TUXEN (1958*a*, 1959*a*, 1964), FRANÇOIS (1959), qui en ont décrit le squelette et la musculature; seul BERLESE a étudié l'innervation d'*Acerentomon maius*. Tous les auteurs ont observé l'étirement de la mandibule, qui est très effilée, styliforme à son extrémité apicale.

Par rapport à la mandibule d'*Eosentomon*, on notera les différences suivantes : la partie incisive perd ses striations et ses denticulations; plus rien ne rappelle une partie molaire, et cet appendice est conformé en un organe perforant.

Si l'on retrouve en arrière la conformation en gouttière allongée, terminée par un condyle [cMd], (fig. 37), comme chez *Eosentomon*, on remarquera que le ligament mandibulaire [lMd] est tendineux, et non plus sclérifié. Il est attaqué par les alcalis et l'acide lactique ce qui fait que de nombreux auteurs ne l'ont pas aperçu. Son mode de fixation à la paroi céphalique se fait comme chez *Eosentomon* par l'intermédiaire de tonofibrilles. Il est fixé à l'epicranium en arrière du pseudoculus et au-dessus de l'attache du ligament maxillaire.

La position, le mode de libération dans l'atrium, les rapports avec les poches gnathales mandibulaires sont identiques à ceux d'*Eosentomon*.

On a indiqué dans le chapitre I que l'apex de la mandibule se place dans un sillon de la paroi épipharyngienne, le sillon mandibulaire [aMd], (fig. 8).

2. Musculature (fig. 38).

a. Muscles crânio-mandibulaires (fig. 38, 2, 4) :

— rotateur 1 [roMd1] : ce muscle s'insère sur le bord dorsal antérieur, et va s'attacher sur la capsule céphalique, en avant du pseudoculus;

— rotateur 2 [roMd2] : formé par trois faisceaux parallèles insérés sur la marge dorsale proximale, il se dirige horizontalement vers l'avant, pour se fixer au-dessus du muscle pharyngien [diPh1];

— rétracteur proximal médian [rmMd] : inséré sur la marge dorsale au voisinage du condyle, il se dirige vers l'arrière, son trajet étant dans l'axe de la mandibule. Il se fixe sur l'epicranium, latéralement au muscle endosternal [ada];

— rétracteur proximal [rlMd] : inséré à côté du précédent, il prend son origine sur le crâne entre les muscles [dv2 et rost].

Le muscle [roMd2] a été appelé protracteur dorsal par BERLESE, protracteur latéral par TUXEN (1959) et rotateur crânien par FRANÇOIS. Les muscles [rmMd et rlMd] forment les rétracteurs mandibulaires de BERLESE, les rétracteurs médians et latéraux de FRANÇOIS et de TUXEN.

b. Muscles endosterno-mandibulaires (fig. 38) :

— protracteur distal [pdMd] : ce muscle est très puissant, allant s'insérer sur une grande longueur de la marge dorsale, et prenant son origine sur la base des bras antérieurs du fulcro-endosternum (fig. 13). Il a été appelé protracteur tentorial par BERLESE, protracteur médian par TUXEN, protracteur antérieur par FRANÇOIS;

— protracteur proximal [ppMd] : inséré dans la cavité mandibulaire, au voisinage du condyle, il se rend à l'apodème mandibulaire, sur sa face postérieure (fig. 13), [ppMd]. Il a été décrit sous le nom de dorso-ventral céphalique par BERLESE, protracteur médian par TUXEN, et rétracteur tentorial par FRANÇOIS.

— rétracteur distal [rdMd] : inséré sur la marge ventrale antérieure, il se rend comme le précédent à l'apodème mandibulaire, où il s'attache sur la face antérieure (fig. 13). Il correspond au rétracteur tentorial de FRANÇOIS.

3. Innervation (fig. 39).

Le nerf mandibulaire [nMd], (fig. 21, 39), après avoir longé les bras postérieurs endosquelettiques, remonte vers la paroi dorsale céphalique en passant sous l'apodème mandibulaire. A son niveau, il décrit un condo en innervant les muscles [rdMd], [pdMd] et [roMd1]. Il envoie à ce niveau un nerf à un ganglion sensoriel [gsMd] desservant l'apex de la mandibule [inc]. Le nerf mandibulaire revient vers l'arrière pour desservir un volumineux ganglion mandibulaire [gMd], placé comme celui d'*Eosentomon* au-dessus du corps mandibulaire. Ce ganglion innerve les muscles [roMd2], [ppMd] et les muscles [rlMd et rmMd] ainsi que le ligament. Il envoie au tégument épicrânial deux nerfs, notés [tMd1 et tMd2].

III. INTERPRÉTATIONS

1. Mécanisme mandibulaire.

Dans l'étude du rôle des muscles, il faut distinguer le cas d'*Eosentomon* de celui d'*Acerentomon*.

a. Eosentomon :

La mandibule bute dorsalement contre l'épipharynx, latéralement contre les plis oraux, et ventralement contre les lobes maxillaires; elle doit être seulement capable de faibles mouvements d'adduction par suite de la longueur réduite de l'hypopharynx (fig. 7, 9*a*, 9*b*). Les différents faisceaux musculaires doivent permettre des mouvements amples de rétraction et de protraction, accompagnés de mouvements de rotation et d'adduction.

Source : MNHN, Paris

Rétraction : on mettra au compte des muscles rétracteurs les muscles rmMd, rlMd et rdMd. Les muscles roMd2 doivent avoir un rôle secondaire de rétraction.

Protraction : elle se fait principalement par les puissants muscles ppMd, et accessoirement par les muscles pdMd, roMd3 et roMd4.

Rotation : elle se fait par les muscles roMd 1-5, leurs antagonistes étant les muscles pdMd et rmMd

Adduction : elle doit se faire par l'intermédiaire des muscles pdMd et ppMd, le ligament mandibulaire sclérifié servant de levier.

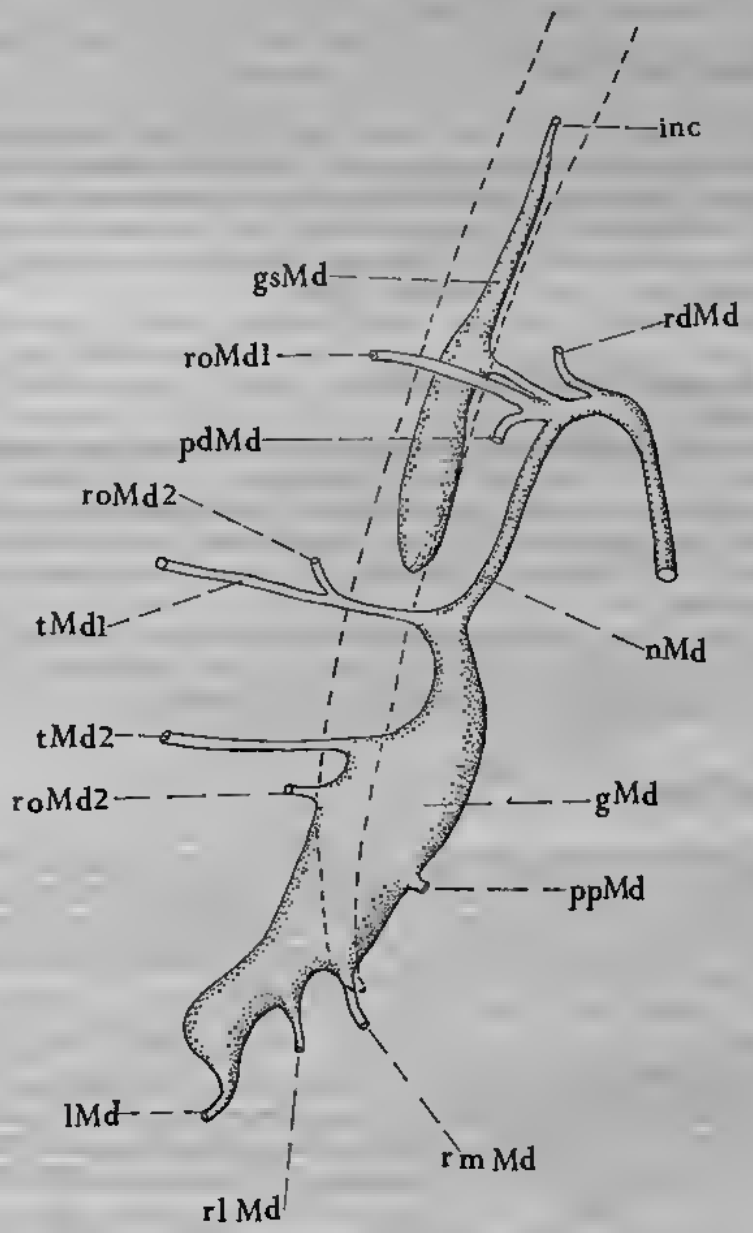

FIG. 39. — *Acerentomon :* innervation mandibulaire, vue dorsale

b. Acerentomon :

L'apex de la mandibule se meut dans un sillon épipharyngien (fig. 8, sMd); d'autre part ses mouvements vers le bas sont limités par les lobes maxillaires, et vers l'intérieur (adduction) par la lingua et les superlinguae. La mandibule dez *Acerentomon* possède uniquement un rôle d'organe perforant, grâce à des mouvements de rotation, de protraction et rétraction.

Source : MNHN, Paris

Rétraction : elle est assurée par les muscles rmMd, rlMd, et rdMd ainsi que par le muscle roMd1;

Protraction : elle se fait grâce aux muscles pdMd et ppMd;

Rotation : elle est assurée par les muscles roMd1 et 2, et par leurs antagonistes, les muscles pdMd et rmMd. Le muscle rmMd est antagoniste de roMd2, et le pdMd antagoniste de roMd1. Lorsque les mandibules d'*Acerentomon* sont en protraction complète, elles arrivent à se croiser et à dépasser le labre rostriforme.

Chez *Acerentomon*, le ligament mandibulaire tendineux doit permettre une plus grande amplitude des mouvements du corps mandibulaire.

2. Type mandibulaire des Protoures.

La mandibule des Protoures possède une forme particulière; elle est fortement allongée, et sa marge interne forme une profonde cavité, recevant des muscles endosternaux puissants. Ce type de mandibule pourvue d'adductores mandibulae endosternales (à la place des adductores mandibulae tentorici) se retrouve chez les Collemboles, les Diploures et les Thysanoures Machilidés. La mandibule des Protoures appartient au type thysanuroïde au sens de Börner (1909). D'autre part, elle ne possède qu'un seul condyle, le postérieur. Elle est donc monocondylienne au sens de Verhoeff (1905).

3. La position de la mandibule : l'entotrophie.

On a indiqué comment se réalisait l'entotrophie chez les Aptérygotes, par enveloppement des gnathes par les plis oraux (chap. I). Il en résulte de notables modifications dans la position de la mandibule, dans son mode d'articulation, et dans son rôle. La position horizontale de la mandibule, son articulation par l'intermédiaire d'un ligament, sa transformation en organe essentiellement perforant résultent de l'extension des plis oraux. Tuxen (1959, p. 397) a bien exposé les conditions anatomiques découlant de la présence des plis oraux et nous n'y reviendrons pas.

On remarquera que par suite du basculement à l'horizontale de la mandibule, sa face morphologiquement antérieure est devenue dorsale, et sa face postérieure est devenue ventrale. Il n'y a pas eu de rotation de la mandibule, la cavité mandibulaire étant restée tournée vers l'intérieur.

4. Le ligament mandibulaire.

On a indiqué l'articulation particulière de la mandibule des Protoures, par l'intermédiaire, d'un ligament mandibulaire, reliant le condyle à la paroi céphalique. Ce dispositif est passé inaperçu à Berlese, mais a été reconnu par Prell chez *Eosentomon*. Ce que Tuxen (1959*a*) chez *Acerentomon gallicum* a appelé ligament mandibulaire est en fait l'apodème stipital de la maxille, le ligament mandibulaire des *Acerentomon* étant, contrairement à celui d'*Eosentomon*, détruit par l'acide lactique.

Une formation semblable existe chez les Collemboles. C'est le « Stirrup » de Folsom (1899), le « lager » d'Hoffmann, le ligament mandibulaire de Denis (1928), Wolter (1963) et Tuxen (1959), la suspension mandibulaire de Manton (1964). Selon Tuxen, les Diploures seraient dépourvus d'une telle formation. Peut-être est-elle, comme le ligament mandibulaire des *Acerentomon*, attaquée par les alcalis ou l'acide lactique et n'a-t-elle pas été vue jusqu'ici? On retrouve des formations similaires chez les Thysanoures Machilidés (Bitsch 1963 *b*, Manton 1964), les Chilopodes (Fahlander 1938, Snodgrass 1950, Manton 1964), les Pauropodes (Tiegs 1947, Manton 1964).

Le ligament mandibulaire des Protoures a été interprété par Tuxen (1958a) comme un renforcement de la poche gnathale. Le fait que ce ligament n'ait aucune relation avec les parois de la poche gnathale mandibulaire exclut cette interprétation. Il n'est pas non plus possible d'admettre la théorie de Prell qui assignait au ligament induré des *Eosentomon* la valeur d'une invagination ectodermique maxillo-labiale. Il semble que l'on doive revenir à la première interprétation de Tuxen (1931) qui comparait ce ligament avec celui des Collemboles. Étudiant ces derniers, Denis (1928) considère ces formations ligamentaires, comme « des conséquences tangibles de l'entotrophie des Collemboles ». Ce ligament matérialiserait le trajet suivi par le condyle mandibulaire, lors de son éloignement de la paroi céphalique, à la suite de l'extension des plis oraux.

Source : MNHN, Paris

Une interprétation voisine a été soutenue par BITSCH chez les Thysanoures Machilidés, où la mandibule est en partie recouverte par des replis paratergaux. S'agit-il d'un début d'entotrophie? On peut se poser la question.

5. **Musculature** (fig. 35, 38, tableau II).

Dans le tableau II on a indiqué les correspondances entre les muscles d'*Eosentomon* et d'*Acerentomon*. Ce dernier ne possède que deux rotateurs, et l'on peut se demander à quels rotateurs d'*Eosentomon* ils correspondent. On peut admettre une correspondance entre les roMd1 des deux genres, ces deux muscles ayant leur origine en avant du pseudoculus et au-dessus du dlPh1. On comparera le roMd2 d'*Acerentomon* au roMd4 d'*Eosentomon*, ces deux muscles provenant d'un territoire situé en avant du pseudoculus et au-dessous des roMd1, qu'ils croisent vers l'avant.

Nous avons décrit la présence de muscles rotateurs et rétracteurs céphaliques d'une part, de muscles endosternaux d'autre part. Ces muscles se retrouvent-ils chez les autres Insectes, où sont-ils particuliers aux Protoures?

Cas des rotateurs.

On connaît la présence de muscles rotateurs latéraux céphaliques originaires des parois des plis oraux chez les Collemboles et les Diploures. Ils ont été décrits chez les Collemboles : adducteur 2 et rotateur 1 d'*Orchesella* (FOLSOM 1899), rotateurs 1 et 2 de *Tomocerus* (HOFFMANN 1908), rotateurs 1 d'*Anurida* (DENIS 1928, WOLTER 1963) rotateurs 1-2 de *Tomocerus* (MANTON 1964). Ils existent de même chez les Diploures : rotateurs distaux d'*Heterojapyx* (SNODGRASS 1950) muscles *c-d* (TUXEN 1959), rotateurs 1-2 (MANTON 1964) chez *Campodea*.

On ne connaît pas d'autres Insectes possédant des rotateurs latéraux céphaliques; par contre, les Symphyles en possèdent, non à la mandibule, mais à la maxille : ce sont les adducteurs maxillaires d'*Hanseniella* (TIEGS 1947), les rotateurs n° X de *Scutigerella* (MANTON 1964). La comparaison de ces muscles rotateurs des Aptérygotes entotrophes avec les muscles des Thysanoures et des Ptérygotes est délicate. On peut penser à les comparer soit à des adducteurs crâniens, dont l'origine tergale aurait été déplacée vers l'avant par suite de l'extension des plis oraux vers le rostre, soit à des muscles subcoxo-coxaux, si l'on admet l'origine sympodiale des plis oraux. Ces derniers muscles sont rares, mais on connaît leur existence au thorax des Aptérygotes : Collemboles (BÖRNER 1904). Dans cette hypothèse, on ne peut comparer les rotateurs latéraux avec les muscles adhucteurs antérieurs des Thysanoures, les muscles crm2 de *Machilis* (BITSCH 1963 *b*), muscle adcl de *Thermobia* (CHAUDONNERET 1950), muscles qui sont tergo-mandibulaires, car prenant leur origine loin en arrière sur la paroi occipitale.

Par contre, si l'on admet que le matériel des plis oraux dépend d'un territoire tergal, on peut imaginer, à la suite de SNODGRASS (1935, 1950), que ces rotateurs latéraux proviennent du muscle [I], le promoteur tergal du schéma de SNODGRASS, par subdivision de ce muscle en plusieurs faisceaux. Le cas des Symphyles tend à admettre cette dernière hypothèse, car chez *Hanseniella* les rotateurs dont on a parlé sont tergo-coxaux, allant du stipes à la paroi épicrâniale.

Cas des rétracteurs céphaliques.

Leur insertion proximale sur la marge dorsale de la mandibule permet de les comparer avec les rotateurs dorsaux postérieurs des Collemboles : rotateurs VII de DENIS, rétracteurs 1-2 d'HOFFMANN, rétracteurs 11-12 de MANTON. Chez les Diploures, on retrouve de tels muscles : rétracteurs proximaux de SNODGRASS (1950), muscles 9-11 de MANTON (1964), muscles [e-i] de TUXEN (1959) chez *Campodea*. MATSUDA (1965) suggère une homologie avec les muscles [crm3] de *Machilis* (BITSCH 1963) et les muscles [abcpm + abca+abcpl+abcm] de *Thermobia* (CHAUDONNERET 1950). Ces muscles deviendraient chez les Ptérygotes l'adbucteur mandibulaire.

Cas des muscles endosternaux.

On a indiqué (chap. II) quel était le point d'attache de ces muscles ventraux : un endosternite, et non un tentorium ou des fulturae. Ces muscles insérés sur la marge dorsale ou dans la cavité mandibulaire se retrouvent chez les autres Entotrophes et les Thysanoures Machilidés : adducteurs 9 d'*Orchesella* (FOLSOM 1899), adducteurs 1-4 de *Tomocerus* (HOFFMANN 1908), adducteurs VI d'*Anurida* (DENIS 1928, WOLTER

Source : MNHN, Paris

1963) adducteurs 13-17 de *Tomocerus* (MANTON 1964). Chez les Diploures ce sont : les flexor *c* et extensor *d* (MEINERT 1865), adducteurs *f-h* (TUXEN 1959), adducteurs *g-h* (MANTON 1964) de *Campodea*, les adducteurs [KLz et KLt] (SNODGRASS 1935) d'*Heterojapyx*. On retrouve des muscles endosternaux chez les Thysanoures : muscles [adm1-5] de *Machilis* (BITSCH 1963).

On ne connaît pas chez les deux autres ordres d'Entotrophes de muscles adducteurs de la mandibule originaires des fulturae, le cas du muscle mandibulo-hypopharyngien devant être mis à part, et on ne voit pas pourquoi les Protoures feraient exception à la règle.

On a discuté dans le chapitre II l'origine de ces muscles transformés en endosternites. Pour nous, en accord avec SNODGRASS et BITSCH, ces muscles sont d'anciens sterno-appendiculaires détachés de la paroi ventrale. Seul, le muscle mandibulo-hypopharyngien aurait gardé son origine primitive. Le cas des Thysanoures Machilidés, étudiés par BITSCH (1963*b*), possédant un ligament hypopharyngien, noté [tm] par l'auteur, relié à la lame tendineuse intermandibulaire, plaide en faveur de l'hypothèse de SNODGRASS.

Si nous comparons avec les autres Aptérygotes, les Protoures se singularisent par :

1° L'absence de muscles mandibulo-hypopharyngiens. Selon TUXEN (1959), SNODGRASS (1950), MANTON (1964), ils seraient aussi absents chez les Diploures;

2° L'absence de muscles tergo-mandibulaires ventraux, insérés sur la marge ventrale mandibulaire, correspondant aux muscles « J » du schéma de SNODGRASS (1935);

3° On ne connaît pas chez les Protoures les équivalents des rotateurs antérieurs des Collemboles et des Diploures qui vont se fixer sur la paroi occipitale d'une part, et sur la mandibule d'autre part, entre les rotateurs latéraux et les rétracteurs postérieurs. Ce sont les muscles rétracteurs-rotateurs 3 de FOLSOM, les rotateurs 7-8 d'HOFFMANN, les rétracteurs-rotateurs II-III de DENIS et WOLTER, le groupe 9-10 de MANTON;

4° Les Protoures se caractérisent par la multiplication des rotateurs céphaliques latéraux, qui atteignent le nombre de 5 chez *Eosentomon*, chiffre jamais atteint jusqu'ici chez les autres Aptérygotes décrits auparavant;

5° Transformation des adducteurs endosternaux en muscles protracteurs et rétracteurs, et des adducteurs céphaliques en rétracteurs. Ce phénomène n'est pas particulier aux Protoures mais chez les autres Entotrophes, il n'atteint pas une telle ampleur.

6. Type primitif de la mandibule des Protoures.

La mandibule des Protoures est remarquablement allongée. Chez *Eosentomon*, elle porte encore une partie incisive reconnaissable et une partie molaire réduite; dans la famille des Protentomidés la mandibule s'allonge, tout en conservant ses denticulations (TUXEN, 1964); dans la famille des Acerentomidés, elle devient styliforme; le maximum de modification est atteint dans le genre *Acerentomon*, la mandibule étant transformée en stylet perforant. Il est remarquable de constater que TUXEN (1963*b*) et IMADATE (1966) qui ont étudié les relations phylogénétiques des espèces actuelles de Protoures considèrent le genre *Eosentomon* comme représentant probablement la forme la plus primitive connue des Protoures, et le genre *Acerentomon* comme une forme très évoluée. La mandibule des *Eosentomon*, avec sa forme relativement massive, rappelant le type broyeur, avec ses muscles en nombre encore élevés, rappelle sans doute le type primitif.

La mandibule des Collemboles a subi une évolution semblable, encore que, selon WOLTER (1963) chez les Collemboles cette évolution de la mandibule ait pris une allure polyphylétique. Selon WOLTER, la mandibule des Collemboles de type broyeur représenterait le type primitif; à partir de ce type broyeur se formerait une mandibule tendant à devenir styliforme, par allongement du corps mandibulaire et réduction des parties apicales, la partie molaire disparaissant la première.

On peut être tenté de relier cette évolution de la mandibule vers un type conformé en appendice piqueur à l'apparition de l'entotrophie. Les plis oraux obligent la mandibule à fonctionner essentiellement en protraction et en rétraction le long de son axe devenu horizontal. Toutefois, cette hypothèse ne doit pas être érigée en principe général, si l'on veut tenir compte du fait que chez les Collemboles, où les plis oraux sont bien développés, on rencontre auesi bien des mandibules de type broyeur, que des mandibules entièrement styliformes, telle que celles des genres *Uchidanura* et *Phyllomeria*.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VII

LA MAXILLE

I. EOSENTOMON TRANSITORIUM

1. Squelette (fig. 40).

La maxille des Protoures rappelle le type classique orthoptéroïde. Elle comprend tous les éléments que l'on retrouve habituellement : cardo, stipes et ses deux lobes, et on palpe. Comme la mandibule, elle a été étudiée surtout par Berlese, Prell et Tuxen (1963*b*, 1964) qui en ont décrit le squelette.

Le cardo [cd], (fig. 9*h*, 40) est allongé, en forme de massue. Placé dans un plan perpendiculaire à celui du stipes, son axe est à peu près horizontal (fig. 9*h*). Il porte à son extrémité un condyle arrondi [ccd], (fig. 40), jouant dans une glène [gcd], (fig. 12, 40) placée à l'extrémité des bras postérieurs proximaux endosquelettiques. Le cardo s'articule syndétiquement avec le stipes. La face postérieure cardinale (face externe) constitue la paroi interne de la poche gnathale maxillaire qui se termine en cul-de-sac au niveau du condyle (fig. 9*h*).

Le stipes [st], (fig. 40) est perpendiculaire au cardo. Il est placé horizontalement, parallèle à l'axe de la tête. Comme le cardo, sa face externe constitue la paroi interne de la poche gnathale maxillaire (fig. 9*h* et 19*c*), alors que sa cavité s'ouvre dans le mixocoele. Sa marge ventrale possède une crête d'insertion pour les muscles maxillaires; elle est à peu près rectiligne. Par contre, la marge dorsale est déconpée, pourvue d'une bandelette de renforcement [bst], (fig. 40). Ce stipes découpé, avec ses renforcements rappelle celui des Collemboles (Stummer-Traunfels 1891, Folsom 1899) et celui des Diploures (Stummer-Traunfels 1891, Verhoeff 1905).

Le stipes des Protoures se caractérise par la présence d'une formetion étonnante, l'apodème stipital [ast], (fig. 40) découvert per François (1959) chez *Acerentomon*, et dont Tuxen (1964) a vérifié la présence chez *Eosentomon mexicanum*. Cet apodème forme une très longue expansion pleine et cylindrique, issne de la paroi dorsale stipitale, et divergeant vers la mendibule. Son extrémité se place sous le condyle mandibulaire (fig. 9*h*). Cet apodème a sans donte été confondn avec le corps de la mandibule; il est d'ailleurs chez *Eosentomon* plus difficile à observer que celui d'*Acerentomon*, son diamètre étant plus faible.

Le stipes porte à son extrémité apicale deux lobes, mobiles grâce à des amincissements de la chitine à leur base. La galéa [ga], (fig. 40) se présente sous la forme d'un lobe digitiforme sensoriel faiblement selérifié sur tonte sa longueur, et recouvert sur sa marge externe de très fines denticulations. Ce lobe a été recoonn par tous les anteurs comme la galéa. C'est le lobus internus de Tuxen (1963*b*).

La lacinia [la], (fig. 40) est fortement indurée, divisée en deux lobes inégaux; le plus ventral [la1], (fig. 9*b*, 40) est styliforme, alors que le lobe ventral [la2], (fig. 40) est fortement induré et denticulé. Ces lobes appelés lobi externi par Tuxen (1963*b*) doivent être essentiellement masticateurs.

Le bord médial de la lacinia se prolonge par un fort apodème [ala], (fig. 40) bifide, servant de surfaces d'insertion musculaire.

L'extrémité du stipes est étirée en une portion tubuleuse, portant le palpe. Cette portion a été appelée palpifer par Prell, article 1 dn palpe par Berlese. La musculature montre que l'interprétation de Berlese n'est plus soutenable, et nous n'avous pas repéré de ligne de démarcation ontre le stipes et un palpifer, comme le voulait Prell.

Le palpe est particulier [pMx], (fig. 40). Il est relié an stipes par on manchon cylindrique membraneux [mm], (fig. 40). Ce manchon représente-t-il un palpi^{f}er ? Cela n'est pas impossible si l'on considère que le manchon membraneux appartient an stipes et non au palpe, es que montre la musculature. Le palpe est triarticulé. Les deux premiers articles portent des poils, et le dernier porte une honppe de sensilles. Il n'existe pas de condyle entre le palpe et le stipes, et entre les articles dn palpe.

Le ligament maxillaire : on a déjà parlé de certe formetion dans le chapitre consacré à l'endosquelette. Le ligament maxillaire [lMx], (fig. 9*h*, 11, 12, 40) forme un bâtonnet chitineux, soudé au fulcre dont il semble former une expansion latérale. Il se dirige horizontalement vers la paroi céphalique postérieure, à laquelle il s'unit par l'intermédiaire de ligaments, an-dessus de la suture postoccipitale. Le ligament maxillaire a été appelé processus oblique de la maxille par Silvestri (1907), branche maxillaire tentoriale par Berlese et Prell, ligament maxillaire par Denis (1949).

Source : MNHN, Paris

2. Musculature.

a. Muscles du cardo (fig. 41) :

— adducteur cardinal [adcd] : ce muscle est inséré sur la face antérieure du cardo et se rend à la lame ventrale du corps central [adcd], (fig. 12).

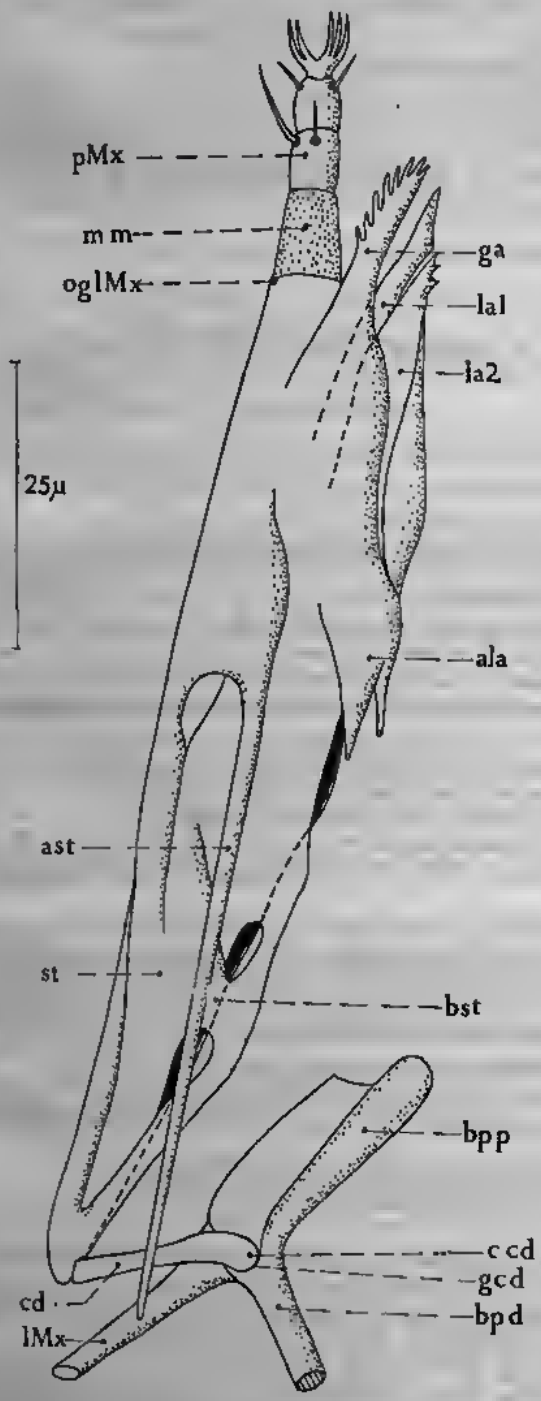

FIG. 40. — *Eosentomon* : maxille, squelette : vue dorsale

b. Muscles du stipes (fig. 41) :

— adducteurs stipitaux [adst1-7] : les adducteurs stipitaux forment un éventail de sept muscles [adst1-7] originaires du fulcro-endosternum (fig. 12). Les cinq premiers [adst1-5] s'insèrent sur la marge ventrale stipitale, les deux derniers [adst6-7] à l'intérieur de la cavité maxillaire;

Source : MNHN, Paris

— rétracteur crânial stipital [rcst1-2]; formé de deux faisceaux divergents il s'insère sur le bord dorsal postérieur du stipes, et prend son origine sur la capsule céphalique dans la région occipitale;

— rétracteur stipital [rst] : formé par deux faisceaux parallèles grêles, insérés sur la marge ventrale par l'intermédiaire d'un tendon commun, et se rendant aux bras postérieurs proximaux (fig. 12), [rst].

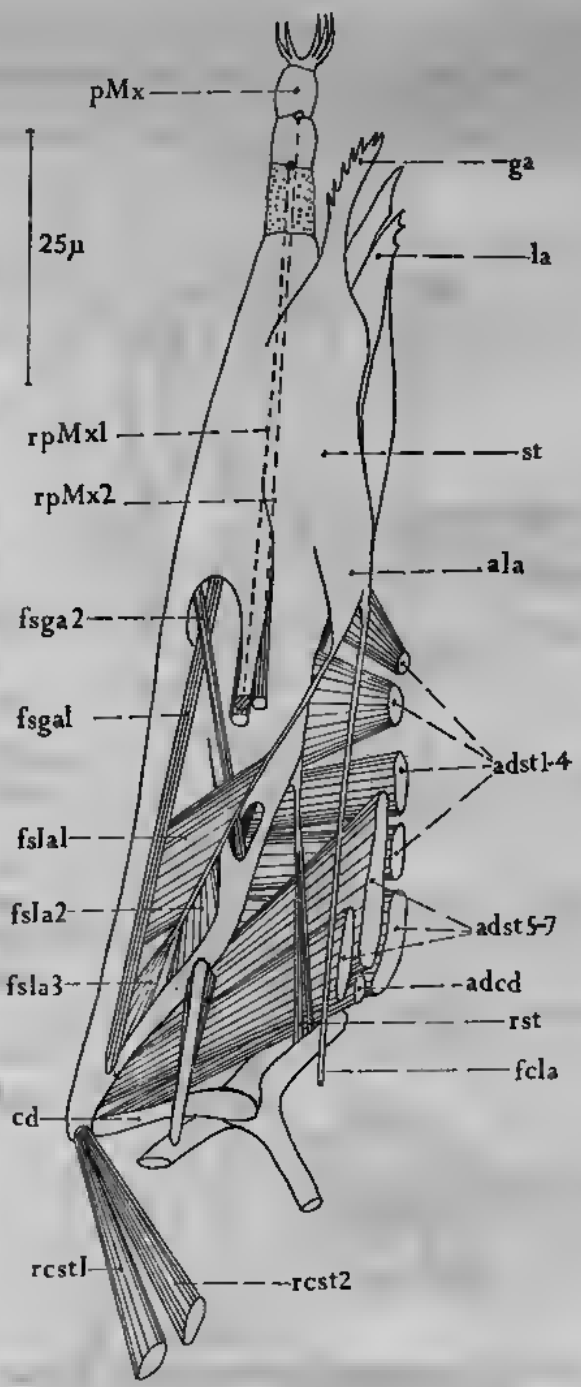

FIG. 41. — *Eosentomon* : musculature maxillaire, vue dorsale : o : insertion dorsale; • : insertion ventrale

c. Muscles de la lacinia (fig. 41) :

— fléchisseur crânial de la lacinia [fcla] : allant de l'apodème de la lacinia, à la région postoccipitale. Ce muscle se présente comme un très long tendon, remontant d'abord au-dessus de la glande maxillaire médiane, ensuite sous les lobes dorsaux protocérébraux jusqu'au postocciput;

Source : MNHN, Paris

— fléchisseur stipital de la lacinia [fsla] : inséré sur l'apodème de la lacinia, à côté du muscle [fcla], et s'insérant à l'intérieur de la cavité stipitale par l'intermédiaire d'un tendon trifurqué à son extrémité. Trois volumineux muscles insérés dans la cavité stipitale s'attachent au tendon [fsla1-3].

d. Muscles de la galéa (fig. 41) :

— fléchisseur stipital de la galéa 1 [fsga1] inséré sur la marge dorsale interne de la cavité stipitale, au niveau du muscle [fsla3]; il se rend à la face ventrale de la galéa;

— fléchisseur stipital de la galéa 2 [fsga2], inséré en avant de la bandelette de renforcement, sur la marge dorsale interne, il se rend à la paroi dorsale de la galéa, après avoir croisé le muscle [fsga1].

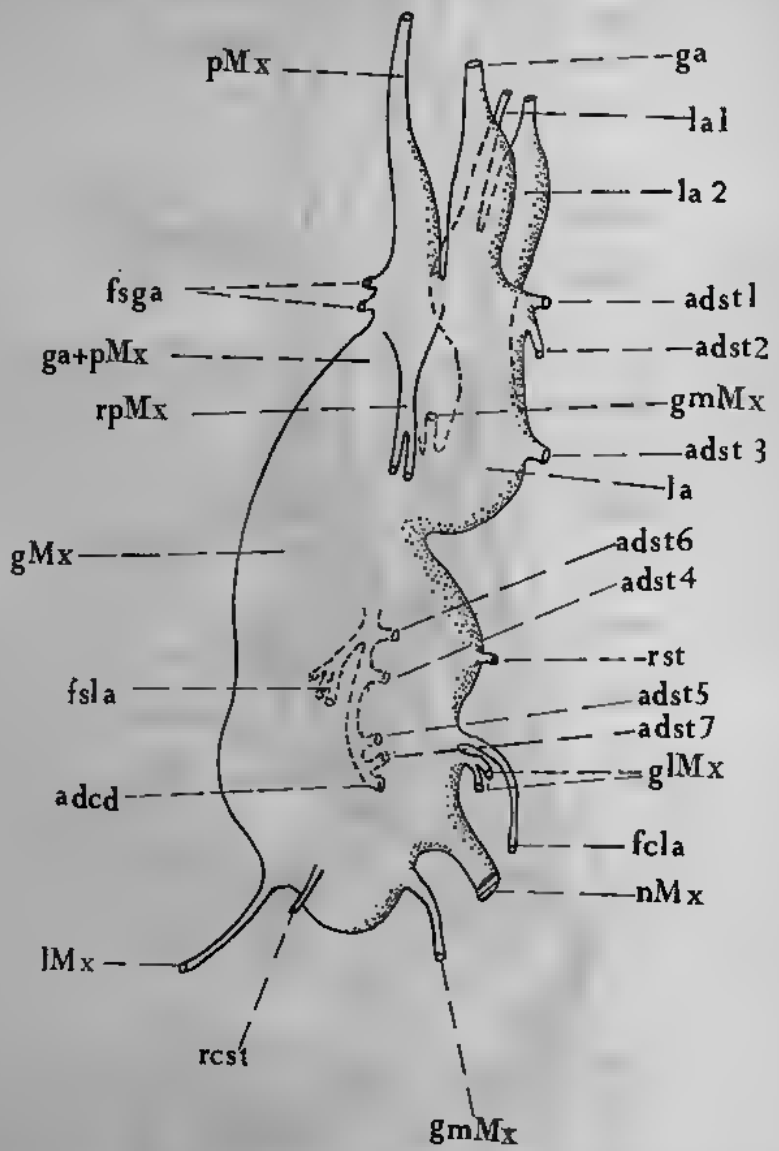

FIG. 42. — *Eosentomon* : innervation maxillaire, vue dorsale

e. Muscles du palpe (fig. 41) :

— rétracteur du palpe 1 [rpMx 1] : originaire de l'apex de l'apodème stipital où il se fixe ventralement, il se dirige vers le rebord ventral du premier article du palpe;

— rétracteur du palpe 2 [rpMx2] : comme le précédent il est originaire de l'apodème stipital, sur sa face latérale interne, et se rend au rebord dorsal de l'article 2 du palpe.

Source : MNHN, Paris

3. Glandes maxillaires (fig. 46).

On distinguera deux paires de glandes : les glandes médianes, et les glandes latérales, appelées glandes maxillaires accessoires par BERLESE.

a. Glande maxillaire médiane [gmMx], (fig. 46). C'est une glande très allongée. L'orifice du canal évecteur [ogmMx], (fig. 9*d*) est placé sur la face externe stipitale, à la base de la lacinia. Il débouche dans l'atrium buccal. Le canal évecteur passe ensuite au-dessus des addncteurs stipitaux, et des bras postérieurs proximaux (fig. 9*e-h*), et s'insinue entre le cerveau et les bras postérieurs distaux. La glande maxillaire médiane passe de chaque côté du plexus céphalique impair, et entre dans le prothorax. Elle se loge entre la

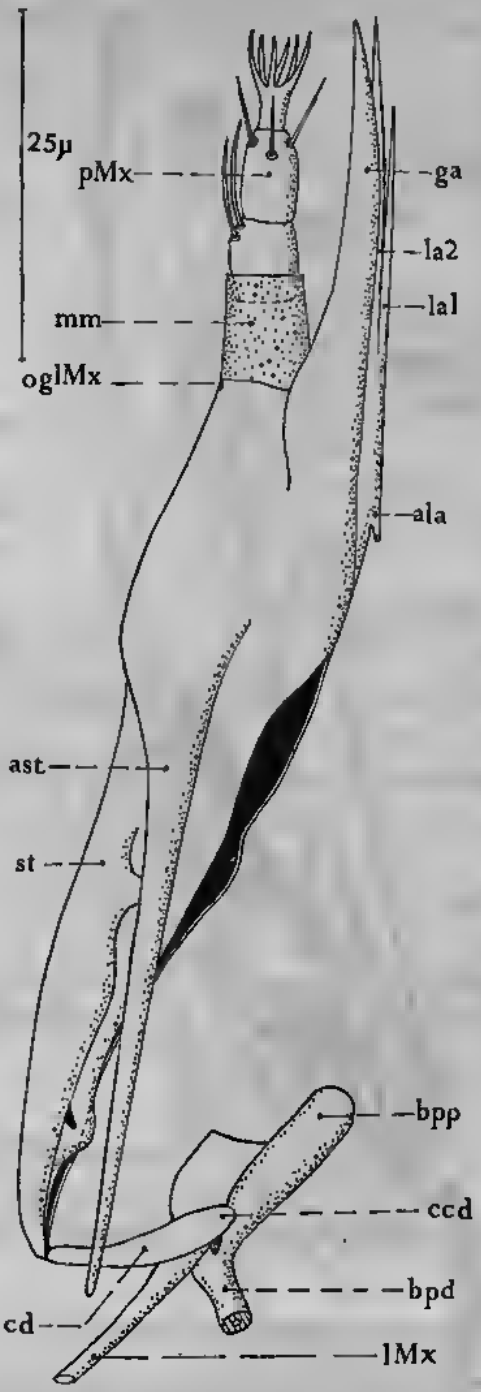

FIG. 43. — *Acerentomon* : maxille; squelette, vue dorsale

Source : MNHN, Paris

masse sous-œsophagienne et les lobes protocéphaliques ventraux logés dans le thorax. Son extrémité se place entre les lobes protocéphaliques et le tergite mésothoracique. La glande est donc logée pour sa plus grande partie dans le thorax. Le canal évecteur [cgmMx], décrit une boucle dans la portion thoracique de la glande et se termine par une ampoule [agmMx]. Ce canal, appelé improprement « filamento di sostegno » par les systématiciens, a été observé par COPELAND (1964) et TUXEN (1963*b*).

Une étude détaillée au point de vue histologique, histochimique et du cycle sécrétoire sera ultérieurement entreprise. On se contentera de fournir quelques précisions histologiques. Les cellules sécrétrices possèdent un cytoplasme pâle, finement granuleux, la sécrétion se présentant sous forme de très fine vacuoles colorées en jaune pâle par le vert lumière. Le noyau est de faible taille, de 3-4 μ de diamètre, et possède une chromatine disposée en mottes irrégulières. Ce noyau est rejeté vers la paroi cellulaire, le canalicule évecteur intracellulaire occupant le centre de la cellule (fig. 29).

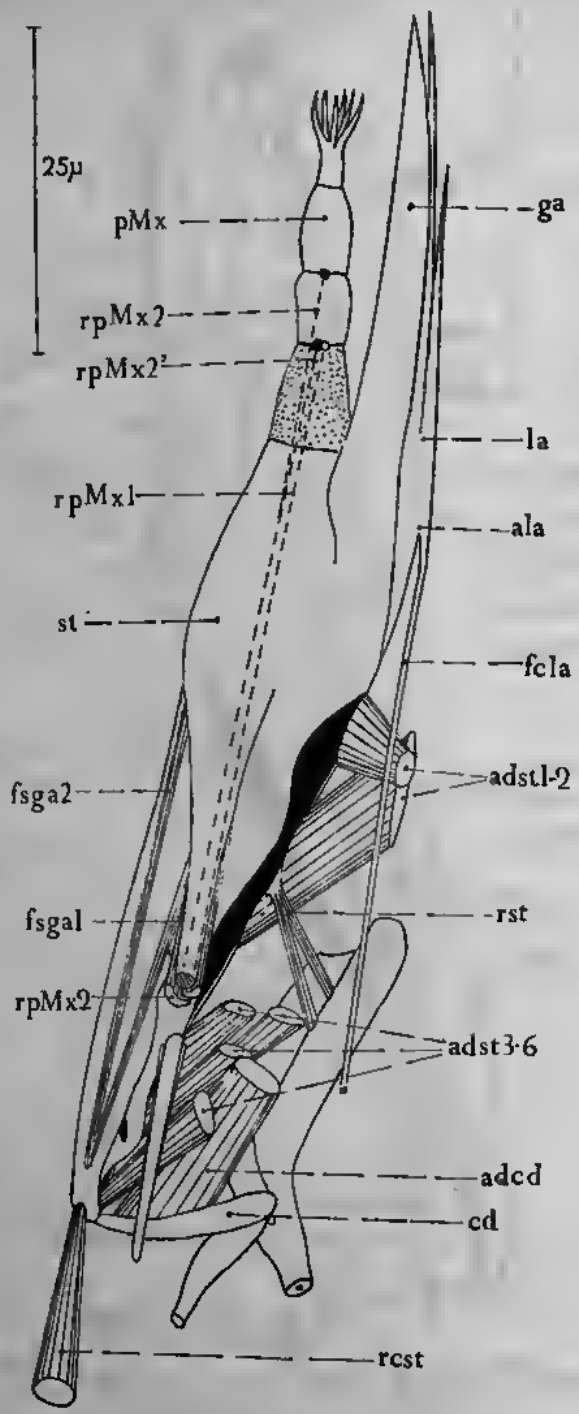

FIG. 44. — *Acerentomon* : musculature maxillaire, vue dorsale

Source : MNHN, Paris

b. Glande maxillaire latérale [glMx], (fig. 46). Observée par Rimsky-Korsakow (1911*b*), elle est beaucoup plus antérieure que la précédente, étant logée dans la capsule céphalique. Elle se place en partie entre le cerveau et le pharynx, et en partie dans les plis oraux. Passant sous le ligament mandibulaire et les rotateurs mandibulaires [roMd5-1], elle pénètre dans la cavité maxillaire en longeant latéralement la base de l'apodème stipital. Son canal, très court, débouche sur la paroi latérale distale stipitale, à la limite du manchon membraneux du palpe [oglMx], (fig. 26).

Histologie : les cellules, de forme polyédrique sont de grande taille, atteignant 20 μ de diamètre. Le noyau, souvent elliptique, atteignant 5-6 μ de diamètre, à chromatine granuleuse, possède un très gros nucléole sphérique. Les inclusions sont très volumineuses et très caractéristiques. Elles ont été observées par Schepotieff (1910), Rimsky-Korsakow (1911*b*), Williams (1913*b*). La sécrétion se présente sous forme de concrétions sphériques, colorées en rouge sombre par la trichromique de Goldner. Le produit sécrété est disposé en couches concentriques sphériques, d'où le terme de « Konkremente » donnés à ces inclusions par Rimsky-Korsakow. Ces masses de sécrétions peuvent atteindre jusqu'à 10 μ de diamètre.

Nous n'en dirons pas plus sur ces glandes, mais on peut se demander si les glandes latérales ne jouent pas un rôle de glande d'accumulation.

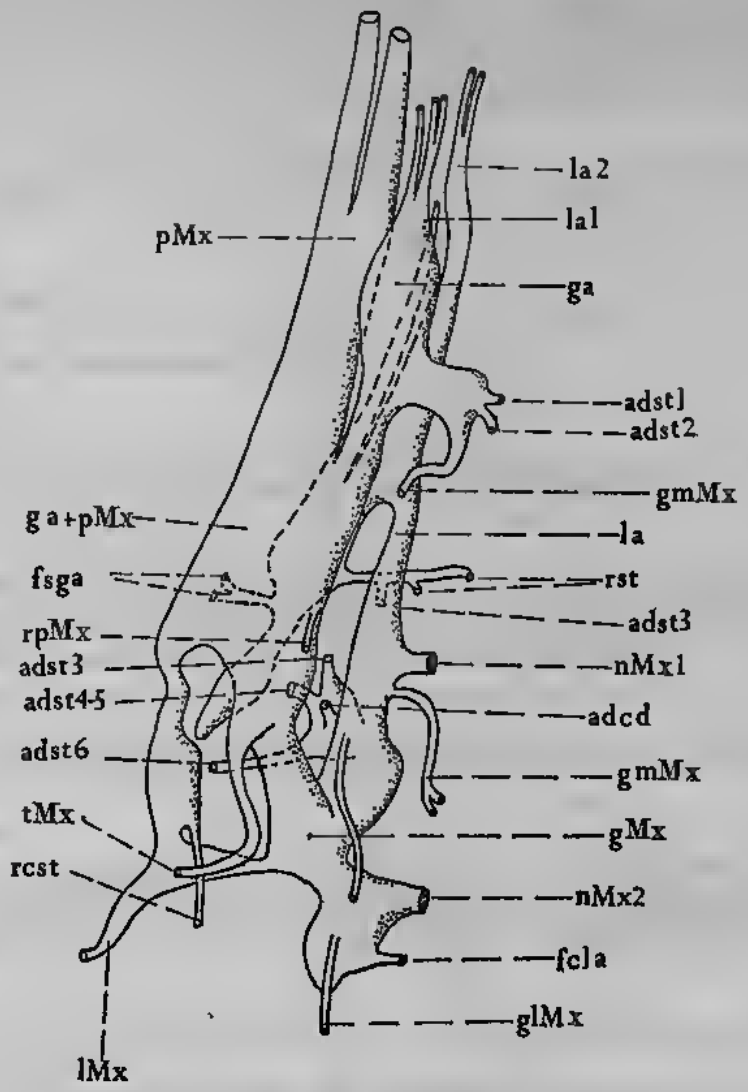

Fig. 45. — *Acerentomon* : innervation maxillaire, vue dorsale

4. Innervation (fig. 42).

L'innervation de la maxille des *Eosentomon* est caractérisée par la présence d'un volumineux ganglion maxillaire [gMx], recevant de la masse sous-œsophagienne un court nerf maxillaire [nMx], (fig. 20, 42). Le ganglion dessert les glandes maxillaires médianes et latérales, le ligament maxillaire et les muscles [rst], [rcst et fcla]. Ventralement, il innerve les muscles [adcd], [adst4-7 et

Source : MNHN, Paris

fsla]. Distalement, le ganglion se scinde en deux branches : la première, la plus interne, va desservir la lacinia [la] ; la seconde, externe, innerve la galéa et le palpe [ga + pMx]. La branche notée [la] innerve d'abord l'extrémité de la glande maxillaire médiane. Elle se scinde finalement en deux, innervant les deux lobes de la lacinia [la1-2]. La branche notée [ga + pMx], après avoir innervé les muscles [rpMx1-2] et [adst1-2] se divise en un nerf médian pour la galéa [ga] et un nerf latéral desservant les muscles [fsga1-2], et finalement le palpe maxillaire.

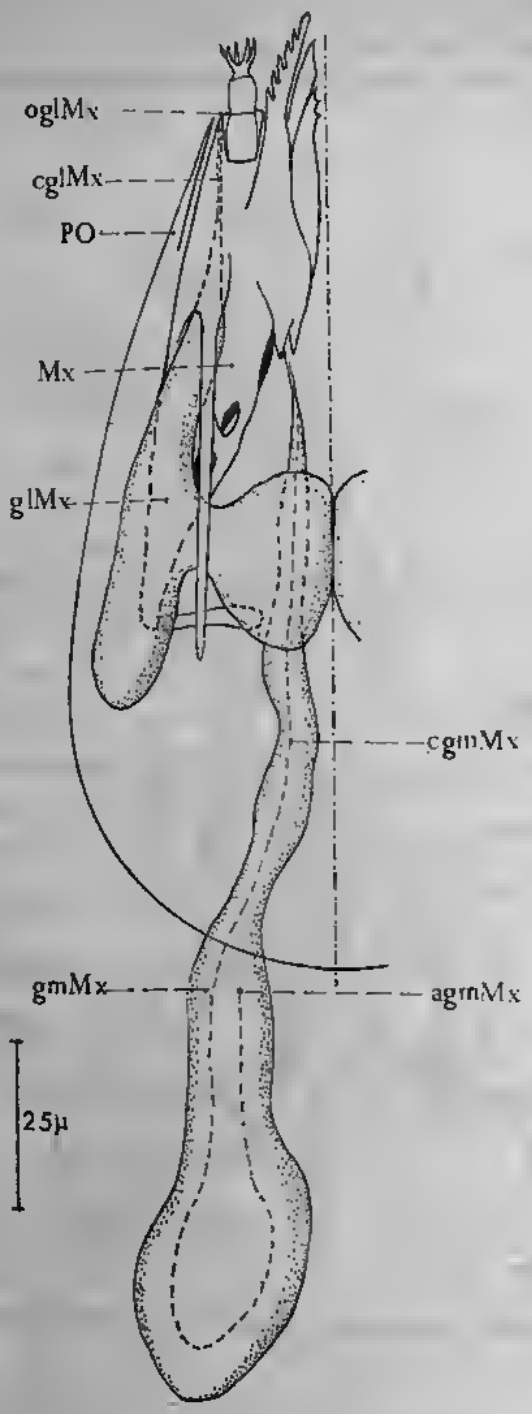

FIG. 46. — *Eosentomon* : glandes maxillaires, vue dorsale

Source : MNHN, Paris

II. ACERENTOMON AFFINE

1. Squelette (fig. 43).

La structure squelettique rappelle celle d'*Eosentomon*. Le cardo [cd] est bacilliforme, plus allongé. Ses rapports avec le fulcro-endosternum d'une part, la poche gnathale maxillaire d'autre part, sont identiques.

Le stipes [st], (fig. 43) est allongé, et sa marge dorsale est moins découpée. Il possède un apodème stipital [ast], (fig. 43) plus massif que celui d'*Eosentomon*. Appelé apodème maxillaire par Berlese, ligament mandibulaire par Tuxen (1959*b*), les relations de cet apodème avec la maxille ont été élucidées par François (1959). Il a été retrouvé par Tuxen (1964) chez *Acerentomon gallicum*. Cet apodème semble donc être une structure constante de la maxille des Protoures.

On retrouve les deux lobes du stipes, modifiés.

La galéa [ga], (fig. 43) se présente sous la forme d'un lobe membraneux, de section triangulaire, très allongé et pointu à son extrémité. La lacinia [la], (fig. 43) est bilobée, conformée en stylets très aigus, perforants, d'inégale longueur, le plus court [la2], (fig. 43) étant interne. Les deux lobes, galéa et lacinia, ont été appelés respectivement lobes internes et lobes externes par François (1959) et Tuxen (1964). Cette erreur s'explique par le fait que dans les préparations in toto de la capsule céphalique traitée à la potasse ou à l'acide lactique, il se produit, sans doute par élasticité de la chitine, un entrecroisement des lobes. L'interprétation des stylets perforants comme lacinia est confirmée par la présence à leur base de l'apodème de la lacinia [ala], (fig. 43).

Le palpe [pMx], (fig. 43), comme chez *Eosentomon*, est séparé du stipes par un manchon membraneux [mm], (fig. 43). Le palpe comprend trois articles, et se termine par des sensilles.

Les rapports du stipes maxillaire, des poches gnathales maxillaires et de l'atrium sont les mêmes que chez *Eosentomon*.

Le ligament maxillaire [lMx], (fig. 13, 14, 43) est moins induré que celui d'*Eosentomon*. Son insertion céphalique se fait par des tendons, au-dessus de la suture protoccipitale.

2. Musculature (fig. 44).

Elle est plus simple que celle d'*Eosentomon*. On trouve :

a. Muscles du cardo :

— Adducteur du cardo [adcd] : de la face interne du cardo au fulcro-endosternum (fig. 14), où son origine se place sur la lame ventrale. Ce muscle correspond au muscle [pmx] de Berlese, [pcmx] de François, [*b*] de Tuxen.

b. Muscles du stipes :

— adducteurs stipitaux [adst] : ils forment 6 faisceaux allant de la marge ventrale du stipes pour les quatre premiers [adst1-4] au fulcro-endosternum (fig. 14), et de la cavité de la maxille à l'endosquelette pour les deux derniers [adst5-6]. Le muscle [adst1] est incliné vers le bas et l'avant, alors que les muscles [adst2-6] se dirigent horizontalement vers l'arrière. Ces muscles correspondent aux [rmx] de Berlese, aux muscles [ppmx + pdmx] de François, aux faisceaux « *a* » de Tuxen;

— rétracteur crânial du stipes [rcst], formé par un muscle originaire de la paroi dorsale épicrâniale et allant s'insérer sur le rebord dorsal basal du stipes;

— rétracteur stipital [rst], originaire de la marge dorsale des bras postérieurs proximaux, ce muscle comprend deux faisceaux de faible diamètre s'insérant par l'intermédiaire d'un tendon commun sur la marge ventrale stipitale, au-dessus du [adst2].

c. Muscles de la lacinia :

— fléchisseur crânial de la lacinia [fcla], allant de l'apodème de la lacinia [ala], à la région postoccipitale, par l'intermédiaire d'un très long tendon longeant la glande maxillaire médiane, passant extérieurement aux crurae, et remontant sous le cerveau. Son trajet est alors parallèle au muscle [adp]. Il a été vu par Tuxen et par Berlese; c'est vraisemblablement le connectif du ganglion frontal [cg] de ce dernier auteur !

d. Muscles de la galéa :

— fléchisseur stipital de la galéa 1 [fsga1], originaire de la marge dorsale basale du stipes, non loin du muscle [rcst], et s'insérant sur la paroi ventrale de la galéa;

— fléchisseur stipital de la galéa 2 [fsga2], possédant la même origine que le muscle [fsga1], il se rend à la paroi dorsale du stipes. Il a été noté [la1] par François.

e. Muscles du palpe :

— rétracteur du palpe 1 [rpMx 1] : de l'apex de l'apodème stipital où son origine est ventrale, au rebord dorsal du premier article du palpe maxillaire;

— rétracteur du palpe 2 [rpMx 2], originaire de la face latérale de l'apodème stipital, il s'insère sur la marge ventrale du second article du palpe. Auparavant, il se bifurque pour envoyer un faisceau au rebord ventral [rpMx2'] du premier article. Les muscles du palpe correspondent au protracteur du palpe de Berlese, aux muscles [la2] et [la3] de François, « *c* » de Tuxen.

Source : MNHN, Paris

3. Glandes maxillaires (fig. 47).

On tronve dans la « Monografia » une description détaillée des deux glandes maxillaires d'*Acerentomon*, que Berlese appelle glande maxillaire précérébrale et glande maxillaire complémentaire ou génale, correspondant respectivement aux glandes maxillaires médianes et latérales. On se contentera de préciser certains détails qui ont pn échapper aux observations de Berlese.

a. Glande maxillaire médiane [gmMx], (fig. 47) : elle diffère de celle d'*Eosentomon* par le fait qu'elle est logée entièrement dans la tête, en avant du cerveau, et que son canal n'est pas intracellulaire. On a dit dans une précédente publication (1959) quelle était la valeur du « filamento di sostegno ». Le canal évecteur de la glande maxillaire médiane débouche comme celui d'*Eosentomon* dans l'atrium, son orifice étant placé entre la galéa et la lacinia, au niveau où la lacinia se libère dans l'atrium.

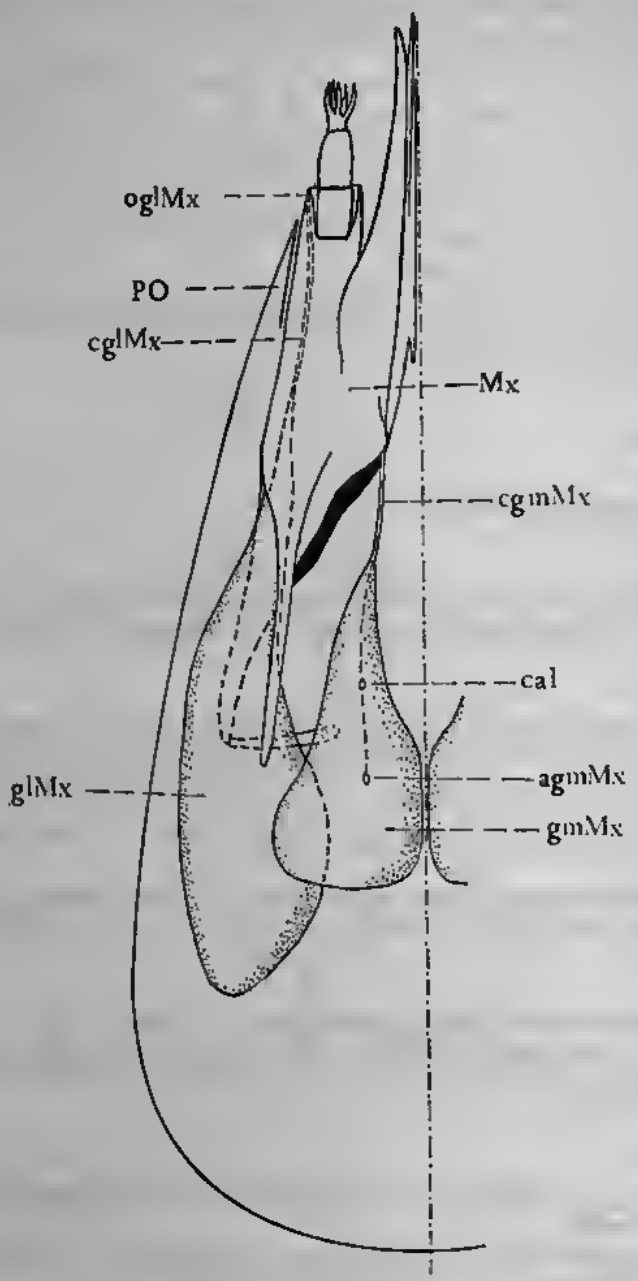

Fig. 47. — *Acerentomon* : glandes maxillaires, vue dorsale

Les cellules sont pyriformes, disposées radiairement par rapport au canal évecteur. Elles possèdent un noyan de petit diamètre, (4-5 µ), et sont bourrées de grains verdâtres de sécrétion. On notera que le produit sécrété, incolore dans le canal évecteur jusqu'à la dilatation appelée calyx [cal] par Tuxen (1963 *b*), est ensuite fortement éosinophile depuis le calyx jusqu'à l'orifice glandulaire. Quelques coupes transverses de l'espèce *Acerella muscorum* Ion. ont été réalisées. Elles ont montré que les formations appelées appendices du calyx par Tuxen (1964) sont des saccules du canal évecteur, servant probablement de réservoir à la sécrétion.

Source : MNHN, Paris

b. Glande maxillaire latérale [glMx], (fig. 47) : elle occupe bien la position que lui a assignée BERLESE, mais son canal évecteur débouche comme dans le genre *Eosentomon*, à la base du manchon membraneux (fig. 29) et non au voisinage de la glande précédente. Le canal est intracellulaire. Les cellules sont de très grande taille, avec un col très allongé. Comme chez *Eosentomon*, le noyau se distingue par sa taille relativement grande, atteignant jusqu'à 6-7 μ de diamètre. La sécrétion est contenue dans des vacuoles énormes, rejetant le cytoplasme à la périphérie de la cellule. Cette sécrétion est colorée en verdâtre par la trichromique de GOLDNER. La sécrétion d'*Acerentomon* est homogène, ce qui la distingue de celle d'*Eosentomon*. BERLESE pense que la sécrétion maxillaire pourrait constituer un venin. Rien ne permet d'étayer une telle affirmation.

4. Innervation (fig. 45).

Le ganglion maxillaire [gMx] est moins volumineux et beaucoup plus découpé que celui d'*Eosentomon*. Il reçoit le nerf maxillaire 2 [nMx2] provenant de la masse sous-oesophagienne, en-dessous du collier perioesophagien. Le ganglion se divise en deux branches : l'interne va desservir la lacinia [la], et la plus externe, la galéa [ga] et le palpe [pMx]. La branche interne innerve successivement les muscles [adcd], [adst3-6], la glande médiane [gMxm]. Elle reçoit le nerf maxillaire 1 [nMx1] provenant de l'avant de la masse sous-oesophagienne. Elle se divise en un nerf sensoriel innervant les lobes de la lacinia [la1-2], et en un nerf récurrent desservant les muscles [fsga], [adst3], [rst].

La branche externe [ga + pMx] innerve les muscles [rpMx1-2] et se divise en deux nerfs : nerf du palpe [pMx] et nerf sensoriel de la galéo [ga]. Ce dernier dessert les muscles adst 1-2 et l'extrémité de la glande maxillaire médiane.

Le ganglion maxillaire innerve le ligament maxillaire [lMx], la glande maxillaire latérale [glMx], ainsi que les muscles fcla et rcst. Il envoie à la paroi céphalique, non loin de l'insertion du ligament, un nerf tégumentaire [tMx].

III. INTERPRÉTATIONS

1. Mécanisme maxillaire : rôle des muscles.

La maxille des Protoures, comme la mandibule, fonctionne essentiellement en protraction et en rétraction.

a. Eosentomon :

La protraction est assurée par les muscles [adcd], et [adst 5-7]. Les antagonistes sont les muscles [adst1], [rst], [rcst] et [fcla]. La maxille d'*Eosentomon* est capable de mouvements d'adduction avec les muscles [adst2-5] principalement et le muscle [rcst]. Les mouvements des lobes sont assurés par quatre muscles : les muscles [fcla] et [fsla] assurent l'adduction de la lacinia, tandis que les muscles [fsga 1 et 2] doivent jouer le rôle de rétracteurs de la galéea.

Le palpe, ainsi que l'a observé BERLESE, est capable de rentrer à l'intérieur de la base tubuleuse de la galea, les muscles [rpmx 1 et 2] rétractant les articles du palpe, cela grâce à la présence du manchon membraneux entre le palpe et le stipes. Les insertions dorsales et ventrales indiquent que l'extrémité du palpe doit être capable de mouvements dorso-ventraux.

b. Acerentomon :

La protraction est assurée par les muscles [adcd] et [adst 2-6]. La rétraction se fait grâce aux muscles [adst1], [rcst], [rst], et [fcla]. Les mouvements d'adductions doivent être faibles, la maxille étant limitée dans ses mouvements par les plis oraux et par l'hypopharynx. La lacinia ne possède qu'un seul muscle : le [fcla], et la base de la galea est rétractée par les muscles [fsga 1-2].

Le palpe fonctionne comme celui d'*Eosentomon*.

2. L'entotrophie de la maxille.

Comme la mandibule, la maxille a été enveloppée par les plis oraux (chap. I). Sa position, son mode d'articulation et son rôle ont été de ce fait modifiés. L'appendice maxillaire a basculé à l'horizontale, sans rotation, et a passé en position ventrale par rapport à la mandibule. L'articulation est remarquable : elle se fait sur les fulturae, comme chez les Collemboles et les Diploures, alors que chez les Thysanoures et les Ptérygotes à pièces buccales de type broyeur, la maxille s'articule au bord ventral du crâne. Si l'on admet, à la suite de BÖRNER la valeur sternale ou subcoxo-sternale des fulturae, on peut écrire que la maxille des Entotrophes a conservé son articulation ventrale primitive.

Source : MNHN, Paris

3. Le ligament maxillaire.

Le ligament maxillaire, reliant l'extrémité du cardo à la paroi épicrâniale n'est pas particulier aux Protoures, car on le retrouve chez les autres Entotrophes. Ce ligament a souvent été considéré comme un processus tentorial par Berlese, Prell, Paclt, comme un bras latéral des fulturae par Tuxen (1959) et comme un processus de l'apodème tentorial postérieur par Manton (1964). Pour Denis (1928), il a même valeur que le ligament mandibulaire. L'interprétation de Denis semble préférable, car il n'a, d'une part, aucune relation avec les poches gnathales, traversant la cavité générale, contrairement aux fulturae, et, d'autre part, il se relie à la paroi épicrâniale par des faisceaux fibrillaires, et non des invaginations. Il doit vraisemblablement matérialiser le trajet suivi par l'articulation tergale primitive maxillaire, devenue virtuelle par suite de l'extension des plis oraux.

Les ligaments maxillaires et mandibulaires semblent avoir subi une évolution parallèle dans les deux genres. Très indurés chez *Eosentomon*, chez *Acerentomon* les ligaments sont, soit entièrement tendineux, pour le mandibulaire, soit partiellement tendineux pour le maxillaire.

4. Anatomie comparée de la maxille.

A. Protoures :

Les différences de structures sont peu marquées entre les deux genres étudiés. Elles portent avant tout sur la musculature, qui est plus réduite chez *Acerentomon*. Ce Protoure est dépourvu du muscle [fsla], et le nombre de faisceaux musculaires des muscles [adst] et [rcst] est plus réduit. Les muscles [fsga] ont une origine commune chez *Acerentomon* et sont sensiblement parallèles, alors que chez *Eosentomon* ils s'entrecroisent.

La glande médiane des *Eosentomon* prend un grand développement, en passant dans le thorax, alors qu'elle reste entièrement céphalique chez *Acerentomon;* cette dernière possède une structure plus complexe, une disposition radiaire des cellules autour d'un canal évecteur. On a indiqué les différences existant entre les produits de sécrétion.

B. Aptérygotes :

Si l'on compare entre eux les différents appendices maxillaires, celui des Protoures apparaît en possession d'un certain nombre de particularités remarquables.

a. Squelette.

Le cardo allongé rappelle celui des autres Aptérygotes entotrophes; il en est de même pour le stipes découpé et renforcé par des lames pariétales. Par contre, les Protoures se singularisent par la présence de l'apodème stipital, d'où proviennent les muscles du palpe. Un tel apodème n'a été décrit chez aucun autre Insecte, Ptérygotes compris.

Tuxen (1964) a comparé les lobes (galéa + lacinia) aux lobes de la maxille des Collemboles. Selon cet auteur, le capitulum des Collemboles correspondrait à la galéa des Protoures. Il est peut-être imprudent de comparer les maxilles des deux ordres, car encore actuellement, les auteurs ne s'accordent pas sur la valeur de la tête maxillaire des Collemboles (Denis, 1949). Ces remarques s'appliquent aux Diploures, où la séparation entre galéa et lacinia n'a pas encore été nettement établie.

Le palpe des Protoures se distingue de celui des autres Aptérygotes entotrophes par le nombre relativement élevé d'articles par rapport à celui des Diploures et des Collemboles, lorsqu'il est encore présent; d'autre part, il possède, grâce à la présence d'un manchon membraneux, une remarquable mobilité en protraction et rétraction. Comme chez les Diploures, il est fortement déplacé vers l'avant, s'articulant très haut sur le corps stipital.

Source : MNHN, Paris

b. Musculature :

Dans leurs travaux sur la morphologie des pièces buccales, SNODGRASS (1935) et MATSUDA (1965) ont donné des schémas de la musculature typique maxillaire. En s'en tenant aux Aptérygotes, on rencontre dans les descriptions anatomiques un certain nombre de muscles qui ne rentrent pas dans les schémas de SNODGRASS et MATSUDA. Ces muscles doivent être interprétés vraisemblablement comme les restes de la musculature d'un appendice plus généralisé, et apparaissant d'une façon sporadique dans les divers ordres.

Chez les Collemboles, on retrouve un fléchisseur cardinal de la lacinia : c'est le muscle 4 add d'*Orchesella* (FOLSOM, 1899), le muscle add 2 de *Tomocerus* (HOFFMANN, 1908), noté II par DENIS (1928) et MANTON (1964), le rétracteur II d'*Anurida* (DENIS 1928, WOLTER 1963). Ce muscle, sans équivalent chez les autres Aptérygotes et Ptérygotes inférieurs, se rend à la plaque tendineuse des Collemboles; cette formation a valeur d'apodème lacinial, ce que montre la musculature, qui comprend les fléchisseurs intrinsèques et céphaliques classiques. DENIS (1928) a décrit chez *Anurida maritima* un muscle intrinsèque stipito-cardinal I et I', mais selon WOLTER (1963), ce muscle se rendrait à la plaque tendineuse; ce serait le fléchisseur stipital de la lacinia, portant le n° 6 du schéma de MATSUDA.

La musculature maxillaire des Diploures, étudiée par SNODGRASS (1928, 1935), TUXEN (1959) et MANTON (1964) ne montre pas de muscles remarquables.

Les Thysanoures possèdent des muscles particuliers : rétracteur crânial du stipes [rcst] et adducteur tentorial de la lacinia [adla] chez les Machilides selon BITSCH (1963*b*); muscles intrinsèques stipitaux [dsa] et [dsp] chez les Lépismes selon CHAUDONNERET (1950).

Le schéma musculaire établi par MATSUDA à partir de la maxille des Thysanoures, plus complet que celui de SNODGRASS, appelle les remarques suivantes : les muscles [dsa] et [dsp] de *Thermobia*, notés n^{os} 11 et 12 par MATSUDA, sont des intrinsèques du stipes seul. Le muscle [adlc] des Machilides, noté n° 8 par MATSUDA, est vraisemblablement un dérivé des faisceaux tentorio-stipitaux, par déplacement de son insertion (ROUSSET, 1966).

Ainsi, le schéma de SNODGRASS, pour être complet, devrait comprendre en plus des muscles indiqués par l'auteur :

— le rétracteur stipital céphalique n° 2 de MATSUDA, qu'on retrouve chez les Machilides et les Planipennes (HOYT 1952, ROUSSET 1966);
— le fléchisseur cardinal de la lacinia, présent seulement chez les Collemboles;
— les dépresseurs stipitaux intrinsèques (n^{os} 11 et 12 de MATSUDA), présents chez les Lépismes.

La musculature des Myriapodes d'une part, et les muscles apparemment aberrants de la maxille des Ptérygotes d'autre part, ne seront pas envisagés, leur étude sortirait du cadre de ce travail.

La musculature maxillaire des Protoures est en définitive caractérisée, par rapport aux autres Aptérygotes par :

— l'absence de rétracteur cardinal (« I » de SNODGRASS, n° 1 de MATSUDA),présent dans tous les autres groupes;
— l'absence de dépresseurs stipitaux intrinsèques;
— l'absence du fléchisseur cardinal de la lacinia des Collemboles;
— présence d'un rétracteur céphalique du stipes, comme chez les Machilidés.

L'anatomie comparée montre que le muscle [rst] est un dérivé des adducteurs stipitaux. Il se retrouve chez les Collemboles : c'est le muscle [add 5] d'HOFFMANN, le n° V de DENIS (1928), WOLTER (1963), MANTON (1964). Le muscle [fcla] possède un très long tendon, comme chez les Diploures. MATSUDA (1965), se fondant sur l'étude de TUXEN (1959) portant sur *Onychiurus*, pense que ce muscle dégénère chez les Aptérygotes. Cela ne semble nullement établi, et les études de WOLTER et MANTON montrent la présence constante de ce muscle, bien développé chez les Collemboles à pièces buccales styliformes.

Chez les Protoures, il n'était pas évident que les muscles notés [fsga] appartiennent à la galés. Leur insertion d'une part sur un territoire appartenant au coxa 2, leur origine d'autre part à la base du stipes au voisinage du muscle [fsla] chez *Eosentomon*, laissent deviner qu'il s'agit de fléchisseurs de la galéa, dont l'insertion a été déplacée, vraisemblablement par suite de l'étirement du stipes et du déplacement dorsal de la galéa.

Le tableau III résume les homologies des muscles maxillaires.

Source : MNHN, Paris

c. Glandes maxillaires :

Les glandes maxillaires sont beaucoup moins fréquentes que les glandes labiales. Chez les Collemboles, selon Folsom (1899) et Denis (1949), les glandes salivaires acineuses antérieures seraient homologues aux glandes maxillaires des Protoures. On retrouve des glandes maxillaires chez les Ptérygotes : Trichoptères, larves de Plannipennes, Hyménoptères et quelques larves de Coléoptères.

Les glandes médianes sont à ranger dans la catégorie des glandes coxales, leur débouché se plaçant à la base des endites coxaux. Les glandes latérales appartiennent au même type, mais le débouché du canal a été fortement déplacé vers l'avant, sur une portion stipitale appartenant au second coxa. Elle doit donc appartenir à la série des glandes latérales coxales du protopodite.

5. Évolution.

Elle rappelle celle de la mandibule, avec tendance vers le type styliforme à lobes perforants. Cette évolution a bien été mise en évidence par Tuxen (1963*b*, 1964); elle se caractérise par l'allongement du cardo, la simplification du corps stipital, et la transformation de la lacinia et de la galéa en pointes aiguës. Cette transformation est très apparente chez les genres *Acerentomon* et *Nippoentomon*.

On soulignera la remarquable analogie avec la maxille des Collemboles, subissant une évolution analogue (Schaller et Wolter 1962, Wolter 1963) avec son capitulum se transformant en stylets perforants.

6. Interprétation de la maxille.

Prell (1913), se fondant sur une comparaison entre la maxille d'*Eosentomon* d'une part, et la maxille de *Machilis* d'autre part, et s'appuyant sur les travaux de Lankester (1881), interprète la maxille des Protoures ainsi : le cardo représente le subcoxa; le stipes, le palpe et les lobes (lacinia et galés) correspondent respectivement au coxa, au télopodite, et aux coxomérites internes (endites coxaux). L'ensemble cardo + stipes représente le protopodite des Crustacés.

Cette interprétation rejoint celle de Börner (1914) et de Matsuda (1965), en ce sens que la division cardo-stipes se superpose à la division subcoxo-coxale. Elle s'éloigne de celle de Göldi (1913) et de Crampton (1922, 1923), en ce sens que Prell admet le cardo comme représentant un précoxa (précoxopodite des carcinologues) et non un coxopodite crustacéen. Snodgrass (1935) et Weber (1954) ne précisent pas les limites intra-sympodiales.

Le palpe des Protoures représente le télopodite, et l'ensemble cardo + lobes internes doit avoir valeur de protopodite. Nous considérons ce dernier comme formé par trois articles : subcoxa basal (précoxopodite des carcinologues), coxa 1 (coxopodite) et coxa 2 terminal (basipodite). Les muscles du palpe doivent s'insérer sur un territoire appartenant au coxa 2 : l'apodème stipital. Chaudonneret (1950) et Bitsch (1963), étudiant la maxille des Thysanoures ont rapporté la galéa à l'endite du second coxa, et la lacinia à l'endite du premier coxa, en se basant sur la musculature et l'innervation, confirmant ainsi les idées de Börner (1914). Si l'on admet ce qui est fort vraisemblable, l'idée que la lacinia est l'endite du coxa 1, le muscle [fsla] d'*Eosentomon*, intrinsèque, est à rapporter au coxa 1, ainsi que le muscle [fcla]. Les deux muscles [fsga 1 et 2] doivent être secondi-coxaux étant des muscles intrinsèques de la galéa.

L'interprétation des muscles [adst] et [rst], [adca] et [rcst] est plus difficile, car si à la suite de Börner on admet que la maxille comprend une aire subcoxale, il n'est pas prouvé que cette aire subcoxale se superpose exactement au cardo, ainsi que le soutient Prell. Il n'existe pas, à notre connaissance, de segment musculaire entre cardo et stipes chez les Aptérygotes qui permettrait de préciser la valeur du cardo.

On attirera l'attention sur un muscle particulier aux Collemboles, le fléchisseur cardinal de la lacinia. Ce muscle montre que le cardo des Collemboles, et sans doute celui de tous les Aptérygotes, comprend une partie du coxa 1. Les adducteurs cardinaux s'insérant contre ce muscle chez les Collemboles, et le muscle homologue des Protoures [adcd], peuvent être rapportés au coxa 1.

Il reste à interpréter les adducteurs stipitaux [adst], ainsi que le muscle [rst], qui fait partie du groupe des adducteurs stipitaux, et le muscle [rcst].

Source : MNHN, Paris

Le muscle [rcst] se retrouve chez les Machilides (Bitsch 1963), et les Neuropteroïdes, selon Hoyt (1952) qui l'a observé chez *Chrysopa*. Il serait présent également chez les larves de Planipennes selon Rousset (1966), chez *Aleuropteryx* et *Chrysopa* (muscle [crast]).

Selon Bitsch, ce muscle serait homologue aux muscles [rl + rm] de *Thermobia* (Craudonneret), muscles qui sont les rétracteurs céphaliques cardinaux, correspondant aux muscles « I » du schéma de Snodgrass. Cette opinion est discutable, car il faudrait admettre un déplacement des insertions le long de la marge dorsale du protopodite. On peut soutenir que l'un ou l'autre des faisceaux des rétracteurs cardinaux et stipitaux peuvent disparaître : c'est le cas des Protoures par disparition du rétracteur cardinal, ou le cas des autres Aptérygotes entotrophes par disparition du rétracteur stipital. Les deux rétracteurs peuvent coexister : c'est le cas des Machilidés, ou même disparaître : ce cas est celui d'*Anurida* (Denis 1928, Wolter 1963). On remarquera que le muscle [rcst] des Protoures, ainsi que son homologue chez les Machilides, possède une insertion sur la marge dorsale stipitale. On peut la rapporter soit au subcoxa, soit au coxa 1. Son innervation, qui se fait par un nerf issu du ganglion maxillaire basal, proche du nerf du ligament maxillaire, plaide plutôt en faveur d'une origine subcoxale que coxale. Ce muscle ne doit pas surprendre, car on sait que chez les Collemboles (Börner) et chez les Protoures (observations personnelles), il existe des muscles tergo-subcoxaux aux appendices thoraciques.

Les muscles [adst] qui s'insèrent sur la marge ventrale du corps de la maxille peuvent-ils être rapportés à des muscles subcoxaux, dérivant de muscles sterno-appendiculaires? Rien ne permet de l'affirmer, et si l'on tient compte qu'ils sont innervés chez *Acerentomon* par le rameau nerveux desservant la lacinia pour les muscles [adst 3-5], et le rameau desservant la galéa pour les muscles [adst 1-2] chez les deux genres. il semble préférable de les rapporter plutôt au coxa qu'au subcoxa, les muscles [adst 1-2] s'insérant sur le coxa 2, et les autres sur le coxa 1.

En tenant compte de toutes ces observations, il semble possible d'interpréter la maxille ainsi : le subcoxa est représenté par une étroite bande englobant la marge dorsale cardinale, et une partie du rebord dorsal stipital. Si l'on tient compte que le subcoxa au thorax des Protoures se présente comme un annesu presque complet, on peut admettre que la marge ventrale cardinsle ainsi qu'une partie de la marge ventrale stipitale est subcoxale.

On rapportera au coxa 1 la plus grande partie du stipes, ainsi que la partie centrale du cardo. Le coxa 2 est représenté par l'apodème stipital, les insertions des muscles [fsga], et le manchon membraneux.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VIII

LE LABIUM

I. EOSENTOMON TRANSITORIUM

1. Squelette labial (fig. 3, 5, 9, 48, F).

Il a été décrit por Berlese, Prell et Tuxen (1963*b*, 1964). On distinguera dans le labium des Protoures deux parties : un postlabium [ptLB] (fig. 48*b*) basal impair, suivi d'un prélabium [prLb] (fig. 48*b*) distal pair, portant un palpe [pLb] (fig. 5, 48*b*, F) et une ligula [li] (fig. 5, 48*a*, F).

a. Postlabium [ptLb] (fig. 9, 48*b*) : le postlabium d'*Eosentomon* est impair, fusionné latéralement avec les plis oraux, de telle sorte qu'il n'existe pas de limite visible entre les plis oraux et le postlabium d'une part, de sclérite postlabial d'autre part. Seule la musculature et l'innervation permettent de repérer un domaine postlabial. La face dorsale membraneuse du postlabium a déjà été décrite: c'est la paroi ventrale et ventro-latérale de l'atrium (fig. 9 *d-e*). Les parois ventrales et latérales ont fusionné avec les plis oraux (fig. 9*d*). Le postlabium est occupé médialement par une partie du ganglion labial et de la glande médiane labiale (fig. 52, A) et latéralement par la glande labiale latérale (fig. 52) [glLb].

b. Prélabium [prLb] (fig. 3, 5, 9, 48) : il correspond à la partie paire du labium, portant deux arcs chitineux entourant le palpo (fig. 5). Chaque partie prélabiale, en coupe transverse (fig. 9 *a-d*), a la forme d'un triangle rertangle. L'ensemble de chaque prélabium possède, en gros, la forme d'une pyramide triangulaire. La paroi médiane de chaque prélabium est accolée contre l'autre dans le plan sagittal; la paroi ventrale porte les arcs chitineux et le palpe; la troisième paroi, dorso-latérale, est entièrement membraneuse (fig. 9*b*, 48 *b*).

La paroi ventrale, la plus remarquable, porte deux ares chitineux; on les considérera comme représentant les coxas labiaux. Le permier arc coxal [cxLb1] (fig. 5, 48), le plus latéral, est en croissant. Il est peu visible de l'extérieur, étant en partie recouvert par l'anteclypeus ventral membraneux (fig. 5, F). Il forme le labium basal de Berlese, le submentum de Prell, le mentum de Tuxen (1931) et Hansen (1930). Sous cet arc coxal débouche la glande labiale médiane [ogmLb] (fig. 9 *d* et 10 *a-c*).

Le second arc coxal [cxLb2] (fig. 5, 48, F) est un arc presque complet, portant des soies et des sensilles (fig. 5). Ce prélabium se prolonge en avant par une ligula [li] (fig. 5, 48*a*) conique, en grande partie membraneuse. Sa face ventrale montre un sclérite digitiforme (fig. 5, 48*b*). Le second coxa labial a été appelé mentum par Prell, transmentum par Hansen, prementum par Tuxen (1931, 1963, 1964). Il correspond en partie à la galéa labiale de Berlese. La ligula a été appelée galéa de la seconde maxille par Berlese, lobe labial par Prell, lamina labii par Tuxen (1963*b*).

Chaque paroi médiane verticale prélabiale porte deux formations remarquables : l'apodème labial [aLb] (fig. 48) et la plaque denticulée [pd] (fig. 9*b*).

L'apodème labial se présente comme une lame verticale soudée à sa base à la fois à la paroi médiane prélabiale et au coxa labial 1 (fig. 48). Il envoie vers l'arrière un apodème horizontal cylindrique.

La plaque denticulée est située au milien de la paroi médiane prélabiale, au niveau du palpe labial (fig. 9*b*). Elle correspond à une zone très elliptique, recouverte de très fines denticulations de 0,5 µ de hauteur. Ces denticulations doivent sans doute servir à broyer les aliments passant entre les deux parois prélabiales.

Le palpe labial [pLb] (fig. 3, 5, F) est uniarticulé, et porte à son apex un bonquet de sensilles. A sa base s'ouvre le canal évecteur de la glande labiale latérale [oglLb] (fig. 5, 48).

2. Musculature labiale (fig. 48 *a*, *c*).

Il est possible de diviser les muscles labiaux en cinq groupes chez *Eosentomon* :

a. Muscle dorso-ventral labial [dvlb] (fig. 48) : muscle plat, originaire de la face postérieure des bras postérieurs proximaux endosquelettiques, et inséré sur la paroi épicrâniale ventrale, formée par le pli oral.

b. Muscle du postlabium : on attribuera au postlabium un seul muscle, le rétracteur du postlabium [rpt], inséré sur la paroi dorsale labiale (plancher de la cavité atriale), et originaire de la face ventrale épicrâniale, latéralement au muscle [dvlb].

Source : MNHN, Paris

c. Muscles du prélabium : ce sont les plus nombreux. On rencontre :

— rétracteur dorsal prélabial [rdpr], inséré sur l'apodème labial, il est originaire de la base des lobes postérieurs endosquelettiques, sur leur face ventrale;

— rétracteur ventral prélabial [rvpr] : inséré sur la marge postérieure du second arc oral, il possède une origine commune avec le muscle précédent [rdpr + rvpr] (fig. 11, 48);

— rétracteur latéral prélabial [rlpr] : inséré latéralement sur la marge postérieure du premier arc oral, il possède une origine commune avec le muscle [rpt] sur le pli oral [rpt + rlpr] (fig. 48).

Ces trois muscles sont primiconaux. Les muscles suivants s'insèrent sur le second arc oral :

— constricteur prélabial [cpr] : muscle plat, en éventail, originaire du second arc oral, à côté du muscle [rvpr], et s'insérant très dorsalement sur la paroi médiane prélabiale, au-dessus de la plaque denticulée;

— rétracteur secondiconal [rcx2], originaire du coxa labial I, et s'insérant latéralement sur le second arc oral.

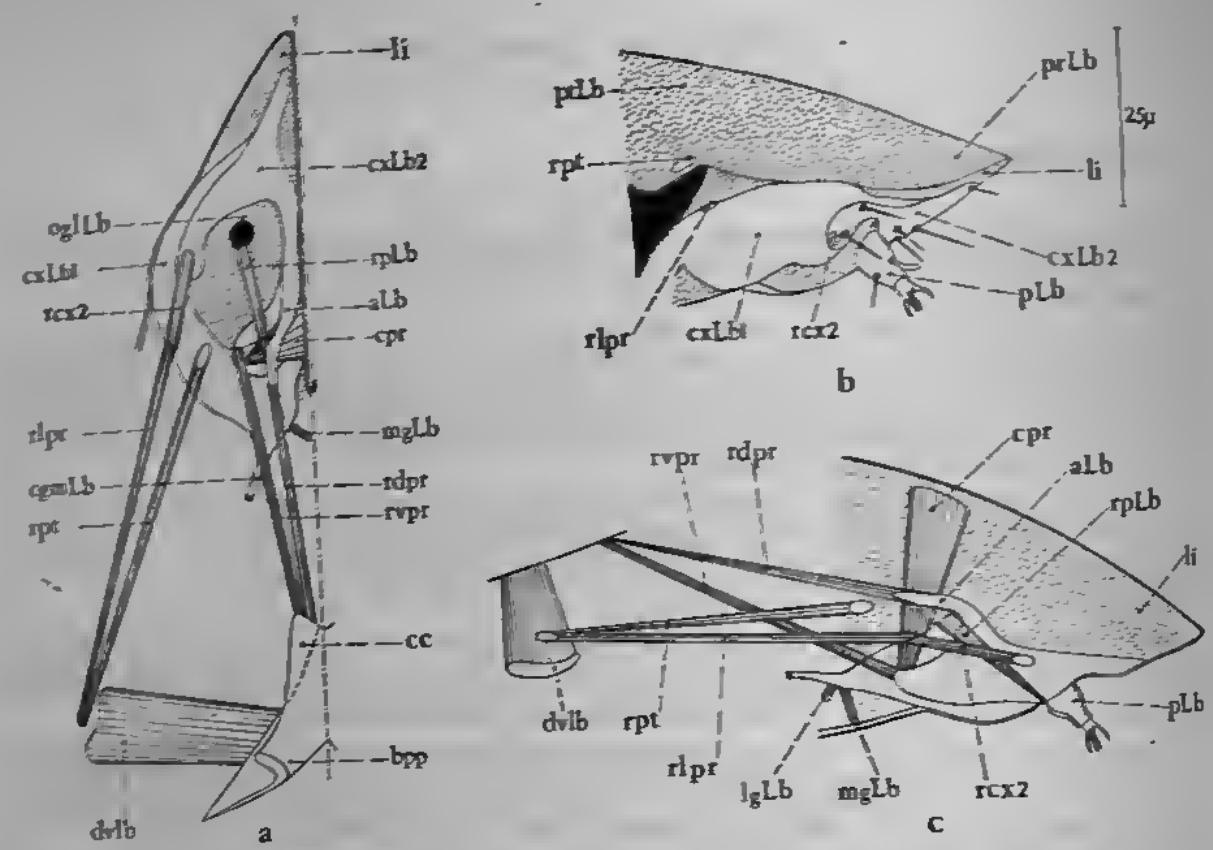

FIG. 48. — *Eosentomon* : labium; *a* : musculature, vue dorsale; *b* : vue latérale externe; *c* : musculature, vue latérale

d. Muscle du palpe : le palpe possède un seul muscle, dont la très forte inclinaison permet de le considérer comme un rétracteur du palpe [rpLb]. Inséré sur la marge postérieure du palpe, il est originaire de l'apodème labial.

e. Muscles de la glande labiale médiane : il s'agit de deux muscles de très faible longueur, originaires des plis oraux, et insérés sur l'apex du canal évecteur de la glande labiale médiane (fig. 48) :

— muscle médian de la glande labiale [mgLb] : il est originaire de la paroi du pli oral, de chaque côté de la linea ventralis, au fond du sillon ventral portant la linea ventralis, et s'insère sur le canal évecteur après un court trajet horizontal;

— muscle latéral de la glande labiale [lgLb] : originaire de la paroi ventrale épicrânienne, il s'insère sur le canal en avant du muscle [mgLb], après un court trajet vertical.

3. Glandes labiales (fig. 52).

Observées par BERLESE et RIMSKY-KORSAKOW, elles prennent, chez les Protoures, un développement considérable, en envahissant la cavité postlabiale, les plis oraux, les régions occipitales et postoccipitales, ainsi qu'une partie de la face ventrale prothoracique. On distinguera deux types de glandes :

Source : MNHN, Paris

a. Glande médiane labiale [gmLb] (fig. 52). Elle s'étend dans le prothorax, entre le ganglion prothoracique et le sternite prothoracique, sur toute la surface ventrale épicrâniale et dans une partie du postlabium. Cette glande est faite de cellules de taille moyenne, le noyau possédant une chromatine en mottes. Le canal évecteur de la glande est pair. Il débouche, comme il a été déjà indiqué dans le chapitre consacré à la linea ventralis non dans l'atrium, mais sur la face ventrale céphalique, au-dessous du premier arc coxal (fig. 9 *d*, 10 *c*, 48). La sécrétion de la glande médiane a été remarquée par Rimsky-Korsakow (1911*b*) et Schepotieff Elle est peut être au point de vue histochimique très voisine de celle des glandes médianes maxillaires, car elle présente le même aspect particulier, sous forme de « Konkremente ». Rimsky-Korsakow a indiqué que la sécrétion est dissoute par les solutions de potasse et non par celles d'acide chlorhydrique ou nitrique.

b. Glande latérale labiale [glLb] (fig. 52). La glande latérale est paire, Chaque glande occupe les plis oraux, et la région dorso-latérale occipitale et postoccipitale (fig. C). La glande médiane est formée par un petit nombre de cellules de très grande taille atteignant 20 μ de diamètre, pourvues d'un noyau volumineux. La sécrétion est contenue dans des vacuoles énormes, colorées uniformément par le vert lumière. Les canaux évecteurs intracellulaires se réunissent en avant pour former deux fins canalicules évecteurs [cglLb] (fig. 52), débouchant par un orifice commun situé à la base du palpe labial [oglLb] (fig. 5, 48 *a*).

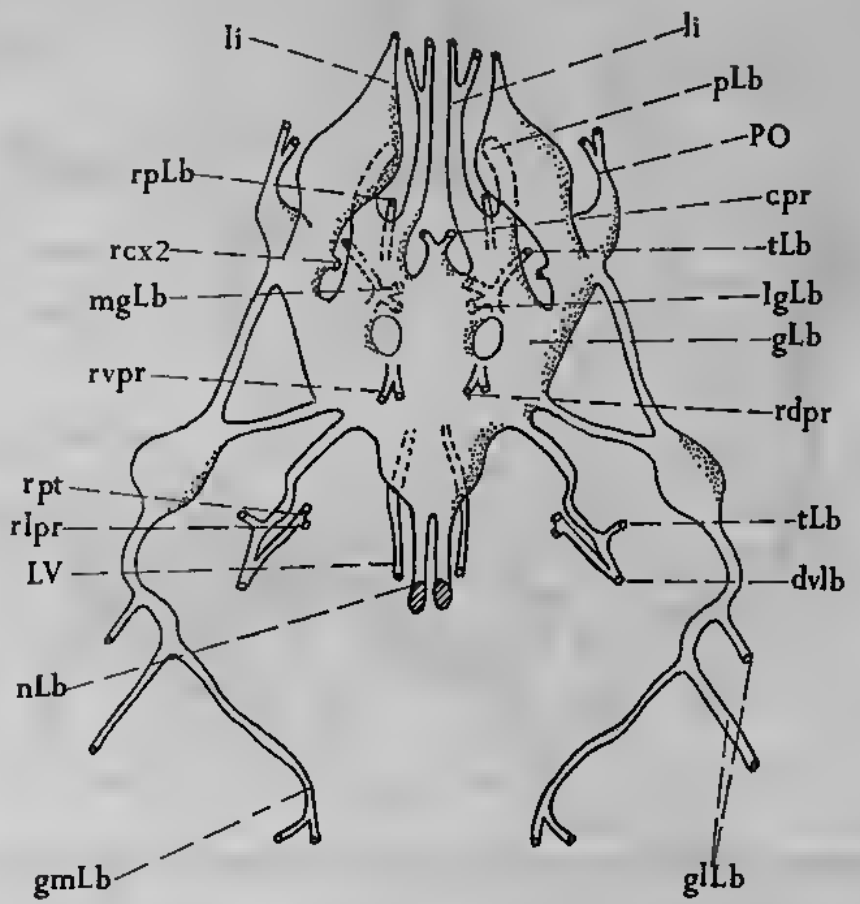

Fig. 49. — *Eosentomon* : innervation labiale, vue dorsale

4. **Innervation** (fig. 49).

Elle est caractérisée, comme celle de la mandibule et de la maxille, par la présence d'un volumineux ganglion, le ganglion labial [gLb] (fig. 49, A) occupant une grande partie du prélabium. Le ganglion labial est relié à la masse sous-œsophagienne par une paire de nerfs labiaux [nLb] (fig. 20, 21, 49) parallèles entre eux et cheminant au-dessus de la linea ventralis.

Du ganglion labial se détachent divers nerfs. Vers l'arrière, le ganglion dessert la linea ventralis [LV], les glandes labiales [glLb et [gmLb], ainsi que les muscles [dvlb], [rpt] et [rlpr]. Dorsalement, le ganglion envoie un nerf aux muscles [rdpr] et [rvpr]. Ventralement, il innerve les muscles de l'orifice de la glande labiale médiane. Vers l'avant, le ganglion innerve les muscles [cpr], ainsi que le muscle rétracteur du palpe [rpLb]. Il se divise en deux branches : la plus médiane dessert le palpe et la face interne de la ligula; la plus externe dessert la face ventrale de la ligula ainsi que le pli oral antérieur [PO], après avoir innervé le muscle [rcx2].

Source : MNHN, Paris

II. ACERENTOMON AFFINE

1. Squelette labial (fig. 4, 6, 50).

La structure générale est identique à celle d'*Eosentomon*. On peut reconnaître un postlabium impair et un prélabium pair.

a. Postlabium [ptLb] (fig. 50).

Il rappelle celui d'*Eosentomon*. Comme dans le genre précédent, le postlabium est membraneux, fusionné ventralement et latéralement aux plis oraux. Sa paroi latérale proximale, confondue avec le plancher atrial, est parcourue par l'extrémité du sclérite pariétal des plis oraux.

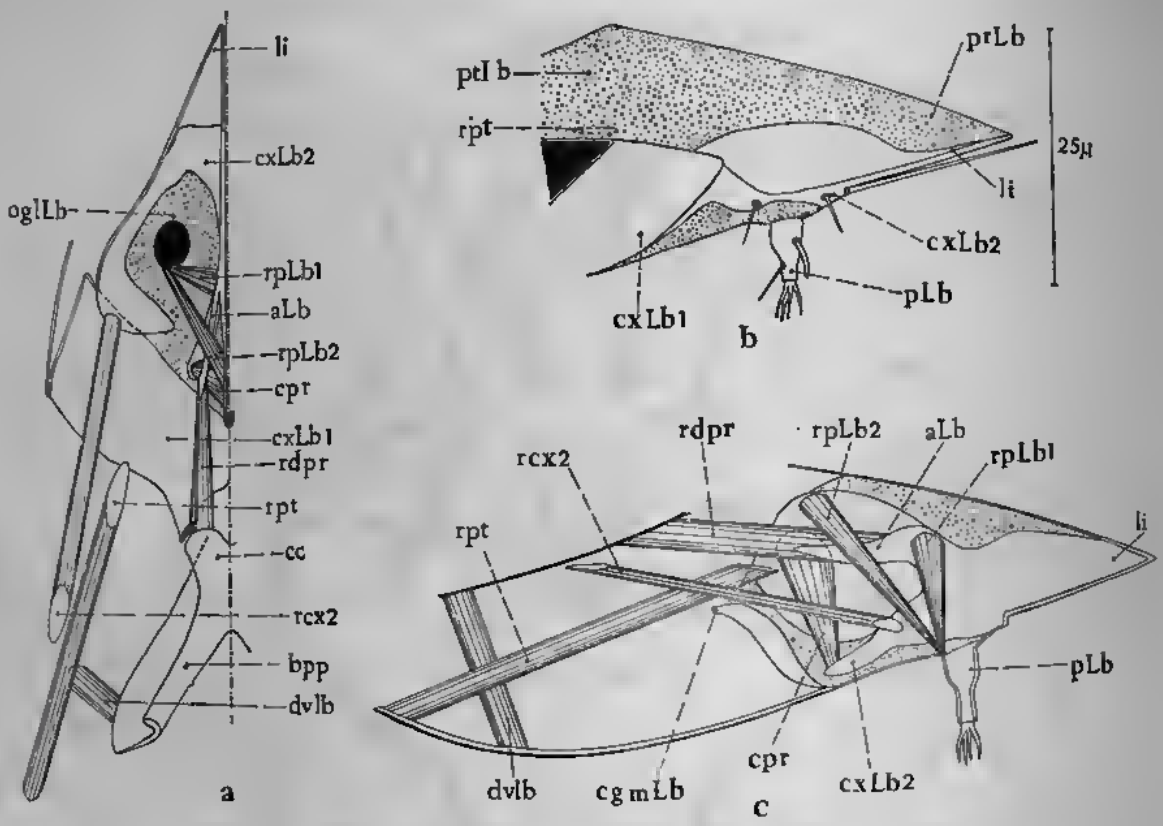

FIG. 50. — *Acerentomon* : labium; *a* : musculature, vue dorsale; *b* : vue latérale externe; *c* : musculature, vue latérale

b. Prélabium [prLb] (fig. 50).

On retrouve la structure d'*Eosentomon*, le prélabium d'*Acerentomon* étant lui aussi composé de deux formations pyramidales triangulaires, dont une des faces est accolée à sa symétrique dans le plan sagittal.

La face ventrale possède les deux arcs coxaux. Le coxa 1 labial [cxbL1] (fig. 6, 50 *a*) est beaucoup plus large que chez *Eosentomon*. Il a la forme d'un parallélipipède, et non plus d'un croissant.

Le second coxa [cxLb2] (fig. 6, 50*a*) a conservé la forme d'un arc presque complet, entourant le palpe. Il porte une paire de sensilles de grande taille, dirigés vers l'avant. Il est prolongé par une ligula [li] (fig. 6, 50*b*) rostriforme et conique, dont la face ventrale est sclérifiée.

Le palpe labial [pLb] (fig. 6, 50*b*) est uniarticulé comme chez *Eosentomon* et se termine par des sensilles.

On retrouve chez *Acerentomon* un apodème labial [aLb] (fig. 50*a*, *c*) inséré sur la paroi médiane de l'arc coxal 2, et sur la base de la paroi verticale médiane. BERLESE et FRANÇOIS ont observé cet apodème.

La plaque denticulée a été observée chez *Acerentomon gallicum* par TUXEN (1959). Elle est très allongée, composée de denticulations très fines et serrées de 0,7 µ environ de hauteur. Elle occupe le tiers inférieur de la paroi médiane, débutant au niveau du palpe; elle s'étend jusqu'au niveau des processus de la linea ventralis.

Source : MNHN, Paris

2. Musculature (fig. 50 *a*, *c*).

a. Muscle dorso-ventral [dvlb], se rendant comme chez *Eosentomon* du fulcro-endosternum à la paroi épicrâniale ventrale. C'est l'abaisseur du tentorium [att] de Berlese, le tentorio-ventral [tv] de François.

b. Muscle du postlabium :

— rétracteur postlabial [rpt] : un seul muscle, inséré sur la paroi dorsale post-labiale (fig. 50*a*) formant le plancher atrial, et originaire de la paroi ventrale épicrâniale. Il a été appelé rétracteur de la pièce basale [dscv] par Berlese, sterno-labial par François.

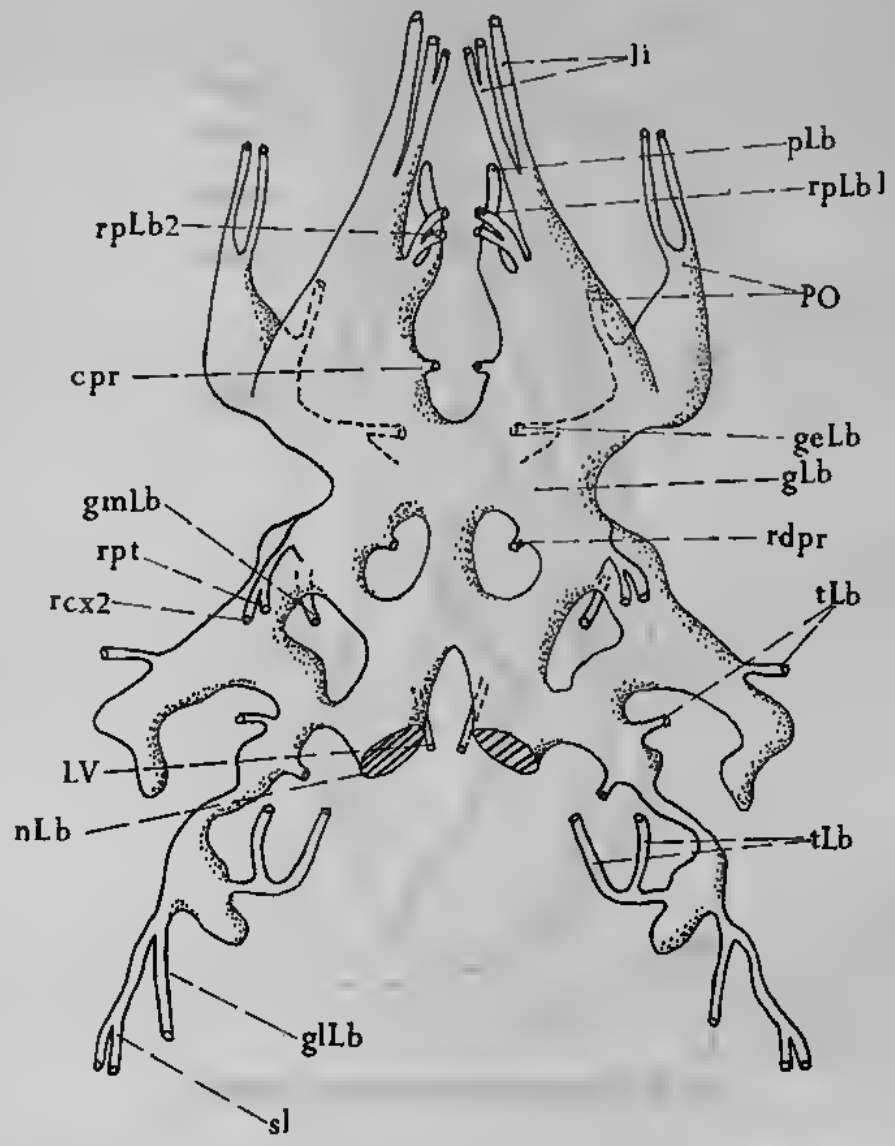

Fig. 51. — *Acerentomon* : innervation labiale, vue dorsale

c. Muscles du prélabium :

On attribuera au prélabium les muscles suivants (fig. 50*a*, *c*) :

— rétracteur dorsal prélabial [rdpr], inséré sur l'apodème labial et se rendant aux bras postérieurs endosquelettiques. C'est le rétracteur basal [rli] de Berlese, le tentorio-labial [tlb] de François;

Source : MNHN, Paris

— constricteur prélabial [cpr] : muscle dorso-ventral en éventail, allant de la paroi médiane dorsale à l'arc coxal 2. Berlese le considère comme le rétracteur de la galea [rl1] et François comme un intercoxal [iclb];

— rétracteur secondicoxal [rcx2] : inséré sur la marge postérieure du coxa 2, il est originaire du sclérite pariétal interne des plis oraux. C'est le rétracteur basal [rli1] de Berlese, le rétracteur stipital [rslb] de François.

d. Muscle du palpe :

Le palpe d'*Acerentomon* possède deux muscles, insérés tous les deux sur la marge postérieure de l'article labial. Ces deux muscles sont des rétracteurs du palpe :

— rétracteur du palpe 1 [rpLb1] : ce muscle, le plus antérieur, est originaire de la base de l'apodème labial. Il correspond au protracteur [apm1] de Berlese, à l'adducteur [apl] de François;

— rétracteur du palpe 2 [rpLb2] : ayant une insertion commune avec le précédent, il provient de la paroi médiane prélabiale, au-dessus du muscle [cpr]. Il correspond au rétracteur [apm] de Berlese, à l'élévateur [lpm] de François.

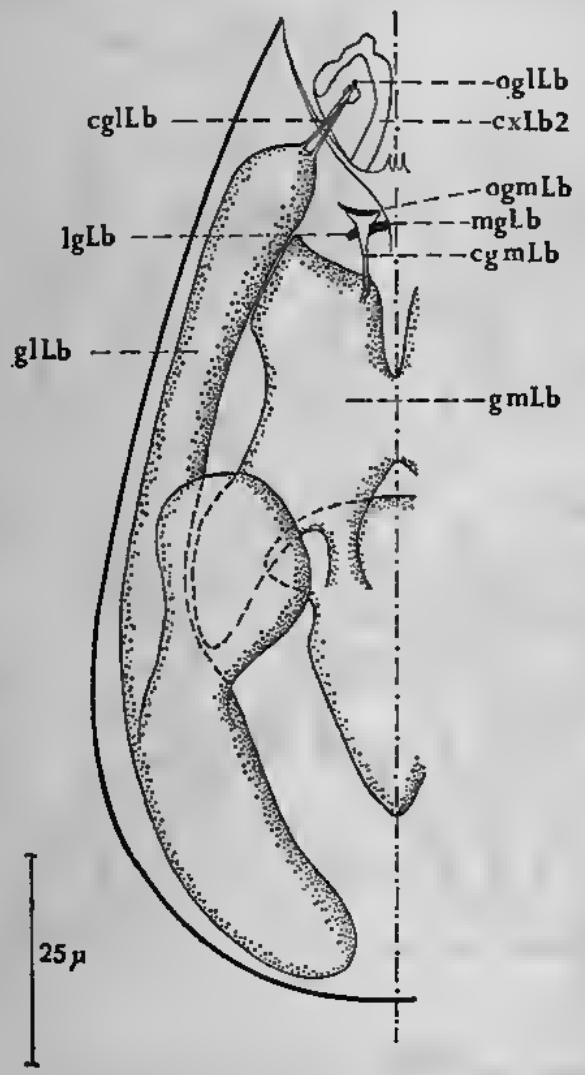

Fig. 52. — *Eosentomon* : glandes labiales, vue dorsale

3. Glandes labiales (fig. 53).

Elles ont été étudiées par Berlese, qui a fourni quelques renseignements d'ordre histologique. A sa suite, on distinguera les glandes médianes des glandes latérales, appelées génales par Berlese.

a. Glande médiane [gmLb] (fig. 53, B) :

Relativement moins volumineuse que celle d'*Eosentomon*, elle occupe la plus grande partie du postlabium, des plis oraux ventraux, au-dessus de la linea ventralis. Ainsi que l'a observé Berlese, elle pénètre en partie dans le prothorax, entre le sternite prothoracique et le ganglion prothoracique.

Source : MNHN, Paris

Ses caractères histologiques sont les mêmes que ceux d'*Eosentomon* sauf que la sécrétion se présente sous forme de fines vacuoles colorées par le vert lumière.

b. Glande latérale [glLb] (fig. 53) : envahissant latéralement les plis oraux et le postocciput, elle débouche comme chez *Eosentomon*, à la base du palpe labial [oglLb] (fig. 50*a*). Elle possède des cellules de très grande taille, avec d'énormes vacuoles de sécrétion colorée par le vert lumière, vacuoles qui repoussent le cytoplasme et le noyau à la périphérie de la cellule.

On signalera la présence d'une glande épidermique unie ou bicellulaire, dont le canalicule excréteur débouche au-dessus des processus de la linea ventralis [ogLb] (fig. 10 *g-h*).

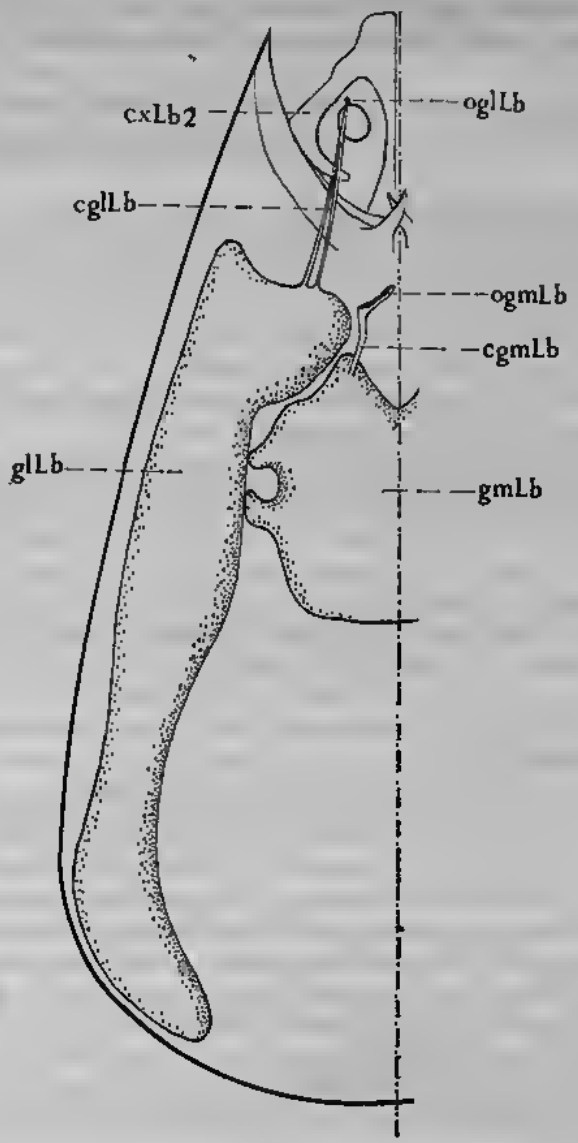

FIG. 53. — *Acerentomon* : glandes labiales, vue dorsale

4. Innervation (fig. 51).

Elle est caractérisée, comme chez *Eosentomon*, par la présence d'un volumineux ganglion labial [gLb], relié à la masse sous-œsophagienne par une paire de nerf labiaux [nLb] (fig. 51, 21).

En arrière, le ganglion envoie des filets nerveux aux glandes labiales, aux nerfs tégumentaires, à la paroi ventrale des plis oraux, et aux muscles endosternaux [sl].

Le ganglion envoie des faisceaux nerveux séparés aux muscles [rdpr], [rcx2] et [rpt]. En avant, il envoie deux branches nerveuses : une latérale, destinée à la glande épidermique et aux plis oraux, et une médiane, desservant les muscles [cpr], les muscles du palpe, les sensilles du palpe ainsi que la ligula.

Source : MNHN, Paris

III. INTERPRÉTATIONS

1. Anatomie comparée du labium.

a. Protoures.

Une étude du labium d'*Eosentomon* et d'*Acerentomon* fait apparaître des différences de constitution.

En ce qui concerne le squelette, ces différences sont peu marquées. On remarquera seulement l'arc coxal 1 d'*Acerentomon* qui tend à perdre sa forme annulaire, ainsi que le développement des sensilles de la ligula chez ce genre.

La musculature d'*Acerentomon* tend à se simplifier. On notera l'absence des muscles [rlpr], [rvpr], et ceux du canal glandulaire. Par contre, *Eosentomon* possède un seul muscle moteur du palpe, alors qu'*Acerentomon* en possède deux.

Si les glandes labiales possèdent des débouchés, une position identiques, ainsi qu'une structure histologique comparable, on remarquera la différence nette en ce qui concerne la sécrétion, se présentant chez *Eosentomon* sous forme de « Konkremente ». Rimsky-Korsakow (1911*b*) a noté que ces granules, qu'on retrouve d'ailleurs dans la glande maxillaire, se coloraient en bleu-vert si l'on immergeait les *Eosentomon* dans une solution de bleu de méthylène. Leur taille a fait penser à cet auteur qu'il pourrait s'agir d'un produit d'accumulation, les cellules jouant le rôle de rein d'accumulation. Cela est contredit par la présence d'un canalicule excréteur, mais il n'est pas interdit de penser que les glandes latérales maxillaires et labiales aient un rôle double, à la fois d'excrétion et d'accumulation.

Dans son important travail sur les mécanismes des pièces gnathales, Manton (1964) fait remarquer le grand développement des glandes céphaliques chez les Collemboles et les Diploures, glandes qui se déversent dans la cavité atriale, ou entre les lobes labiaux ventraux. L'auteur pense que les sécrétions ont un rôle « hydraulique » important, concernant les mouvements mandibulaires et maxillaires à l'intérieur des cavités atriales formées par les plis oraux. Cette idée n'est pas à négliger si l'on considère le volume important occupé par les glandes maxillaires et labiales dans les capsules céphaliques microcéphales des Protoures. Ajoutons, sous réserves de vérifications ultérieures, que ces sécrétions ont peut-être un rôle lysant vis-à-vis de la nourriture.

b. Aptérygotes entotrophes.

Le labium des Protoures a été comparé avec celui des autres Aptérygotes, en particulier celui des Collemboles (Prell 1913, Denis 1928, Hansen 1930, Tuxen 1931*b*, 1963*b*, 1964). Tuxen a établi une homologie entre la « byaline Platte » décrite par Hoffmann (1908) dans le labium du Collembole *Tomocerus* et les ligulae (lamina labii de Tuxen) des Protoures. Ces homologies entre les labiums des Aptérygotes entotrophes nous semblent prématurées, car le problème de la constitution morphologique du labium des Collemboles et des Diploures est loin d'être résolu. Le labium des Collemboles est connu grâce aux travaux de Folsom (1899), Willem (1897, 1900), Hoffmann (1908), Hansen (1930) et Wolter (1963). Celui des Diploures a été étudié par Nassonow (1887), Verhoeff (1904) et Bitsch (1952). On doit ajouter à cette liste les études embryologiques de Uzel (1899), Folsom (1900), Hoffmann (1911), Philiptschenko (1912), Silvestri (1933) et Bruckmoser (1965). En dépit de leur abondance, toutes ces données ne permettent pas de fixer avec exactitude la constitution du labium des Collemboles et des Diploures, en particulier, de repérer les limites intra-appendiculaires.

Il est préférable d'attendre la parution de nouvesux travaux sur ce sujet, qui permettront de faire des comparaisons et d'établir des homologies satisfaisantes.

2. L'entotrophie.

Le labium n'a été que partiellement enveloppé par les plis oraux. On voit que seul le postlabium est soudé latéralement aux plis oraux, et que tout le prélabium est libre, fermant ventralement le foramen oral. Le prélabium ne contribue pas à la fermeture de l'atrium. Il se comporte différemment de celui des Collemboles et des Diploures, où les parties antérieures, vraisemblablement prélabiales, s'unissent aux plis oraux, délimitant immédiatement en arrière un vaste atrium.

Source : MNHN, Paris

A la suite de TUXEN (1959), on attribuera à l'extension des plis oraux le déplacement du labium vers l'avant, en avant de la linea ventralis.

3. Évolution du labium des Protoures.

Le labium des Protoures semble avoir évolué de la même façon que la mandibule et la maxille, d'une part, par simplification de la musculature, dont le rôle est essentiellement de rétracter le labium, et d'autre part, par allongement des lobes labiaux qui tendent à devenir rostriformes chez les Acérentomidés. On trouvera par ailleurs des renseignements dans les travaux de TUXEN (1963*b*, 1964) sur l'évolution du labium dans les différentes familles de Protoures.

4. Constitution morphologique du labium.

Le labium des Protoures a été interprété, en particulier par PRELL (1913), DENIS (1928, 1949), HANSEN (1930), TUXEN (1931, 1963*b*, 1964), FRANÇOIS (1959). Ces auteurs ont naturellement voulu tenir compte de la description de PRELL, qui pensait avoir trouvé sur la face ventrale une gula, et dont on a dit, au chapitre consacré à la linea ventralis, ce qu'il fallait en penser : les Protoures ne possèdent pas de sclérite ventral gulaire.

Dans notre interprétation, on utilisera essentiellement le squelette et la musculature; l'innervation, qui se fait par l'intermédiaire d'un volumineux ganglion, ne permet pas de séparer les différents éléments du labium, par suite de sa concentration. Comme pour la maxille, le palpe représente le télopodite de l'appendice labial. Les muscles moteurs du palpe se rendent à l'apodème labial, ce qui permet de rapporter cet apodème au segment secondicoxal. Il en est de même pour la paroi médiane dorsale, lieu d'origine du muscle [rpLb2] chez *Acerentomon*.

Cela permet de confirmer l'interprétation du sclérite en croissant entourant le palpe comme le [coxa2], ce sclérite donnant naissance à l'apodème labial. On peut donc rapporter les muscles [rdpr] et [rvpr], ainsi que le muscle [cpr] au [coxa2], les deux premiers étant des sterno-coxa2 puisque se rendant au fulcro-endosternum, et le troisième un muscle intrinsèque secondicoxal.

L'arc entourant chez *Eosentomon* le [coxa2] représente le premier arc coxal labial. Sur sa marge postérieure s'insèrent deux muscles, dont le premier se rend au [coxa2], et le second au pli oral. Ce dernier peut être interprété comme un muscle traversant le domaine subcoxal, ou postlabial. Cela permet d'attribuer le muscle [rpt] au subcoxa, et de le considérer comme un muscle postlabial.

Le muscle [rcx2] d'*Acerentomon* se rend sur la paroi atriale, exactement sur le sclérite pariétal. Ce sclérite est labial, et si l'on admet la valeur tergale du pli oral, le muscle [rcx2] est un tergo-coxal. De même, l'origine des muscles [rpt], et celle du muscle [rlpr] d'*Eosentomon* se place sur la paroi du pli oral. Ces muscles doivent être interprétés comme des tergo-subcoxaux pour les premiers, et tergo-coxaux pour le second.

Cette interprétation nous permet de considérer l'extrémité apicale du labium des Protoures comme une ligula, résultant de la fusion des lobes externes et internes labiaux. Le labium des Protoures est donc un appendice primitif, en ce sens que l'on retrouve les deux arcs coxaux, qui sont encore reconnaissables, en particulier l'arc [coxa2]. Par contre, les régions subcoxales incorporées aux plis oraux sont fort modifiées. Il existe un postmentum impair, mais dans cette interprétation, il n'est pas placé ventralement entre les plis oraux, comme PRELL l'a imaginé.

Cette interprétation rejoint celle de DENIS (1949) pour l'interprétation des structures prélabiales, mais en diffère pour la position du postlabium.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IX

LES PARTIES CÉPHALIQUES DES SYSTÈMES TRACHÉEN ET AORTIQUE

I. SYSTÈME TRACHÉEN

Le système trachéen est présent seulement chez les *Eosentomon*. Décrit sommairement par Berlese, il a été fort bien décrit dans les travaux de Rimsky-Korsakow (1911*b*) et Prell (1911). Il existe une seule paire de trachées désservant la capsule céphalique; elle provient du stigmate mésothoracique, par l'intermédiaire du tronc mésothoracique.

A l'intérieur de la tête, la trachée, qui est dépourvue de fil spiral, décrit une boucle. La vascularisation trachéenne n'est pas croisée, et est dépourvue de commissures, contrairement au thorax et à l'abdomen. La trachée pénètre dans le prothorax en longeant la masse sous-œsophagienne [tr], (fig. 29). Au niveau du plexus céphalique, elle remonte vers l'œsophage en croisant les bras postérieurs endosquelettiques. Elle longe l'œsophage en arrière des derniers muscles annulaires pharyngiens, et s'en écarte de nouveau en passant au-dessus des muscles [pdMd]. Elle passe ensuite au-dessus du corps mandibulaire et des muscles [roMd1], en décrivant une boucle autour de ceux-ci vers le bas, dans le pli oral. La partie récurrente passe au-dessus de l'origine des muscles [roMd3]. Longeant la paroi de la poche gnathale mandibulaire, elle croise en-dessous les muscles rotateurs, et remonte vers la paroi épicrâniale dorsale au niveau du ligament mandibulaire. Passant entre les muscles [rlMd] et [rmMd], elle s'insinue entre la paroi occipitale et les lobes cervicaux.

L'extrémité s'applique contre la portion occipitale de la glande labiale latérale; cette extrémité est innervée par le nerf [ntOc].

Les *Acerentomoidea* sont dépourvus de trachée. Pour Rimsky-Korsakow (1911*c*), cette absence est un caractère secondaire.

II. SYSTÈME AORTIQUE

Le système aortique dorsal a été observé par Berlese, sous le nom de « cordone pericardo », par Schepotieff (1910) et par Rimsky-Korsakow (1911*b*) et Aubertot (1939). Seul Rimsky-Korsakow semble avoir vu l'aorte antérieure.

Chez *Eosentomon*, le vaisseau dorsal reste dorsal par rapport aux lobes ventraux protocéphaliques. Longeant la paroi dorsale du pronotum et du collum, il débouche loin du corps cardiaque, juste en arrière du foramen occipital et sous la membrane collaire.

Chez *Acerentomon*, le vaisseau dorsal passe dans le prothorax entre les lobes ventraux protocéphaliques. Il se dilate brusquement au-dessus du corps allate, et ses parois latérales s'appliquent contre les lobes ventraux. Son débouché se place au-dessus du corps allate, juste en arrière du corps cardiaque [ao], (fig. 28).

Dans les deux genres étudiés, le vaisseau dorsal est innervé par les nerfs aortiques [nao], (fig. 28), qui longent latéralement l'aorte.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

L'anatomie céphalique de deux Protoures, appartenant aux deux grandes divisions de cet ordre, *Eosentomon transitorium* Berl. et *Acerentomon affine* Bagn., a été étudiée. Les descriptions antérieures concernant *Acerentomon affine* ont été précisées; celles concernant *Eosentomon transitorium* sont presque entièrement originales. Les discussions et interprétations morpbologiques ont fait appel aux travaux antérieurs sur les Protoures et les autres Aptérygotes entotrophes; la comparaison a été étendue ultérieurement à des groupes plus éloignés, tels que les Thysanoures et les Ptérygotes.

1. La capsule céphalique est constituée par un epicranium rigide, dépourvu de toute articulation et membrane articulaire. Seules existent les sutures clypéo-labrale, clypéale, et postoccipitale. La tête semi-prognathe est suivie d'un collum entièrement membraneux.

2. La suture clypéo-labrale isole un labre réduit, conformé en rostre chez *Acerentomon*. Le labre est dépourvu de mobilité. L'incorporation du clypéus à la capsule céphalique est démontrée; il se divise en ante-clypéus et postclypéus; la suture épistomienne est virtuelle.

3. Les pièces gnathales et l'bypopbarynx sont enveloppés par les plis oraux, qui déterminent la présence d'un atrium et de poches gnathales msxillaires et mandibulaires. L'anatomie et l'embryologie comparée montrent que les plis oraux s'étendent du métamère tritocépbalique au métamère labial.

4. L'anatomie de la linea ventralis est précisée; elle montre que la linea ventralis des Protoures appartient au domaine labial. Son rôle et son origine sont discutés; on peut lui attribuer une fonction de conduction des sécrétions labiales, mais son origine est encore incertaine.

5. Une nouvelle interprétation de l'endosquelette est proposée. Ce dernier est particulier : il est interprété comme un fulcro-endosternum, résultant de l'union des fulturae, accolés dans le plan sagittal, avec deux endosternums : un antérieur trito-maxillaire, et un postérieur labial. Chez les Aptérygotes les fulturae sont des formations ectodermiques subcoxo-sternales, alors que les endosternites apparaissent comme des formations mésodermiques, secondairement sclérifiées chez les Protoures. L'endosquelette d'*Eosentomon* semble être le plus primitif.

6. Le postocciput a été formé par incorporation dorsale du segment protboracique antérieur à l'epicranium. La limite labio-prothoracique est précisée.

7. L'étude du système nerveux a permis d'établir la série de faits suivants :

Le cerveau est caractérisé par sa flexion et son recul dans le thorax. Il possède des lobes protocéphaliques ventraux de grande taille. Le deutocerebrum est réduit. La masse sous-œsophagienne et le ganglion prothoracique ont fusionné.

Le sytème stomatogastrique est caractérisé par la position du ganglion frontal placé en arrière du pharynx, et la présence de volumineux ganglions épipharyngiens; l'ensemble des ganglions rostraux et des racines dorsales et ventrales forme un anneau circumstomodéal.

Le système rétrocérébral est évolué, possédant un corps cardiaque et des corps allates en position paraœsophagienne.

Le pseudoculus n'est pas une antenne ou un organe photorécepteur; il apparaît comme un organe sensoriel, bomologue à l'organe postantennaire des Collemboles et des Myriapodes. Sa fonction est inconnue.

8. Le pharynx est conformé en pompe pharyngienne, pourvue de puissants muscles dilatateurs et constricteurs. La position de la bouche est indiquée. Elle est précédée d'un cibarium conformé en atrium.

9. L'bypopharynx comprend une lingua et des superlangues réduites. La valeur morphologique de l'hypopharynx a été discutée. Cbez les Aptérygotes entotrophes, il semble être un dérivé sternal mandibulo-tritocéphalique.

Source : MNHN, Paris

10. La mandibule est styliforme; elle possède un ligament et des muscles disposés en X, assurant la protraction et la rétraction.

11. La maxille, articulée sur les fulturae, fonctionne comme la mandibule en rétraction et protraction. Les muscles du palpe sont fixés sur un apodème stipital, caractéristique de la maxille des Protoures.

12. Le labium possède un postlabium incorporé et un prélabium libre. Ce dernier a conservé ses deux arcs coxaux semi-circulaires autour d'un palpe uniarticulé. La musculature est simplifiée.

13. Les *Acerentomon* sont plus évolués que les *Eosentomon*. Cette évolution est démontrée par la transformation des pièces gnathales en appendices perforants, la simplification de la musculature, l'allongement du labre en rostre, la perte des apodèmes postoccipitaux, et la transformation des corpora allata en glande impaire. Cette évolution confirme les divisions systématiques de l'ordre.

14. Bien que la tête des Protoures apparaisse comme très évoluée, caractérisée par la microcéphalie et la perte des antennes, l'anatomie comparée des têtes des Insectes montre une parenté existant entre les Protoures et les Collemboles, parenté caractérisée par l'entotrophie, la persistance d'un organe temporal, la présence d'une linea ventralis, et la constitution du système nerveux stomatogastrique.

Source : MNHN, Paris

RESUME AND CONCLUSIONS

The cephalic anatomy of two Protura, belonging to the two large groups of this order, *Eosentomon transitorium* Berl. and *Acerentomon affine* Bagn, has been studied. The earlier descriptions concerning *Acerentomon affine* have been improved; those concerning *Eosentomon transitorium* are almost entirely new. The morpbological discussions and interpretations have used earlier works on the Protura and the other entognathous Apterygota; the comparison has been enlargened into groups which are more diversified, such as the Thysanura and the Pterygota.

1. The cephalic capsule is made of a stiff epicranium, without any articulation or articular membrane. There are only clypeolabral, clypeal, and postoccipital sutures. Bebind the head there is a collum entirely of membrane.

2. The clypeolabral suture separates a small labrum, transformed into rostrum in the *Acerentomon*. This labrum is immobilised. The incorporation of the clypeus with tbe cephalic capsule is established; the clypeus divides into anteclypeus and postclypeus; the epistomal suture is virtual.

3. Tbe mouth parts and the bypopbarynx are envelopped by the oral folds, which form an atrium and some maxillar and mandibular gnathal pouches. The comparative antomy and embryology show that the oral folds stretch from the intercalary segment to the labial segment.

4. The anatomy of the linea ventralis is defined precisely; it shows that the linea ventralis of the Protura belongs to tbe labial segment. Its function and origin are discussed; one can attribute to it the function of carrying labial secretions, but its origin is still uncertain.

5. A new interpretation of the cephalic endoskeleton is suggested. This is peculiar : it is considered to be formed by a fulcro-endosternum, resulting in the union of the joined fulturae with two endosternums on tbe sagittal surface, an anterior trito-maxillar, and a posterior labial. In the Apterygota, the fulturae ave of ectodermal subcoxo-sternal formations, while the endosternum seem like mesodermal formation, secondarily chitinised in the Protura. The endoskeleton of the *Eosentomon* seems to be tbe most primitive.

6. Tbe postocciput has been formed by the dorsal incorporation of the anterior prothoracic segment with the epicranium. The prothoracic-labial limit is defined.

7. The study of the nervous system has made it possible to establish the series of facts following :

The brain is remarkable for its bending and its receding into tbe thorax. It possesses some ventral protocephalic lobes of great size. The deutocerebrum is diminished. Tbe prothoracic and gnathal ganglia are united.

The stomatogastric system is notable for the position of the frontal ganglion, which is behind the pharynx, and for the presence of voluminous epipbaryngeal ganglions; the group of rostral ganglions and its dorsal and ventral roots forms a circumstomodeal ring.

The postcerebral system has evolved, possessing some corpus cardiacum and some corpora allata in a paracesopbagal position.

The pseudoculus is not an antenna or a receptor for light; it is a sensory organ, homologised with the postantennal organ of tbe Collembola and Myriapoda. Its function is unknown.

8. The pbarynx is transformed into a pharyngeal pump, provided with powerful dilatory and constrictory muscles. The position of the mouth is sbown. In front of the mouth there is a cibarium which has been transformed into atrium.

9. The hypopharynx is made of a reduced lingua and superlinguae. Tbe morpbological value of the bypopbarynx bas been discussed. This seems to be a sternal mandibular-intercalary formation in tbe entognathous Apterygota.

Source : MNHN, Paris

10. The mandible is stilletto-shaped, possessing a ligament and muscles in the shape of an X, giving protraction and retraction.

11. The maxilla, articulating on the fulturae, functions in the same way as the mandible in protraction and retraction. The muscles of the palpus are attached to a stipital apodeme; this apodeme characterizes the maxilla of the Protura.

12. The labium possesses an incorporated postlabium and a prelabium which is independent. The later has kept its two semi-circular coxal arches around a palpus. The musculature is diminished.

13. The *Acerontomon* have evolved farther than the *Eosentomon*. This evolution is shown by the mouthparts into piercing appendages, the simplification of the musculature, the stretching of the labrum into rostrum, the loss of the postoccipital apodemes, and the transformation of the corpora allata into a single gland. This evolution confirms the systematic divisions of the order.

14. Although the head of the Protura appeares to be of an advanced evolution, which is characterised by the microcephalic figure and the loss of antennae, the comparative an atomy of the heads of Insecta shows a relationship existing between the Protura and the Collembola; the relationship is characterised by the entognathous mouthparts, by the persistance of temporal organ (Tömösvary's organ), the presence of a linea ventralis, and the construction or stomatogastric nervous system.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU I

Muscles stomodéaux et épipharyngiens

		Eosentomon	*Acerentomon*	*Acerentomon* Berlese 1909	*Acerentomon* Tuxen 1959	*Acerentomon* François 1959	*Anurida* Denis 1928	Snodgrass 1935	Chaudonneret 1963	Matsuda 1965
Épipharyngiens. . . .	Rétracteur épipharynx	rE	rE	dvf	–	mep	–	–	rcpL	61
Cibariaux .	Dilatateur cibarial.	dc1–4	dc1–4	mff	+	add1–3	Dilatateur épipharyngien	dlcb	dc1	81 + 82
	Dilatateur ventral cibarium	dvc	dvc	–	–	–	S	rhphy	dvc	80 (87?)
Pharyngiens. . . .	Dilatateurs	ddPh1–3	ddPh1–3	mff	–	add4–6	Dilatateurs pharyngiens	dlphy	adph	83 — 84
		dlPh1–2	dlPh1–3	mgf	+	mdl1–3	–	–	–	85
	Annulaires	anPh1–4	anPh1–4	mfa	–	mca	Circulaires	–	–	93
		0	cPh	–	–	mcv	–	–	–	–

Source : MNHN, Paris

TABLEAU II

Muscles mandibulaires

		Eosentomon	*Acerentomon*	*Acerentomon* Berlese 1909	*Eosentomon* Prell 1913	*Acerentomon* Tuxen 1959	*Acerentomon* François 1959	*Tomocerus* Hoffmann 1909	*Compodea* Manton 1964	Snodgrass 1935	Metsuda 1965
Cranio-mandibulaires	Rotateurs	roMd1 roMd2 roMd3 roMd4 roMd5	roMd1 – – roMd2 –	– – – pm1 –	– – – – –	– – – Prot lat. –	– – – roMd –	rot1–2	1–2	I (pp)	24 ?
	Rétracteurs	rmMd rlMd	rmMd rlMd	rmi rmi	Mdp –	Retract median Retract. lat.	rmMd rlMd	retract1–2	9 11	I	23
Endosterno-mandibulaires	Protracteurs	pdMd ppMd	pdMd ppMd	pm dvc	– –	Protract median. 1 Protract median. 2	paMd roMd	adduct1–4	g–h	KLZ	25
	Rétracteurs	rdMd	rdMd	–	Mdr	–	rtMd				

Source : MNHN, Paris

TABLEAU III

Muscles maxillaires

		Eosentomon	*Acerentomon*	*Acerentomon* Berlese 1909	*Acerentomon* Tuxen 1959	*Acerentomon* François 1959	*Tomocerus* Hoffmann 1909	*Campodea* Manton 1964	Snodgrass 1935	Matsuda 1965
Cardo	Adducteur	adcd	adcd	pmx	b	pcmx	abd1–2	X–XI	KLt	3
Stipes	Rétracteur céphalique.....	rcst1–2	rcst	–	–	–	–	–	–	2
	Adducteur	adst1–7	adst1–6	rmx	a	rm ppmx pdmx	ad6–9	V–IX	KLt	4
	Rétracteur	rst1–2	rst	–	–	–	ad5	–	KLt	4
Lacinia ...	Fléchisseur céphalique	fcla	fcla	cg	mLc	–	ad3–4	III–IV	ficc	5
	Fléchisseur stipital	fsla1–3	0	–	–	–	add1	I	fics	6
Galéa.....	Fléchisseur stipital	fsga1–2	fsga1–2	pmx1	–	ea1	–	Ig	fga	7
Palpe.....	Rétracteur	rpMx1–2	rpMx1–2	mp	c	la2 da3	–	–	O–Q	9–10

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ABRÉVIATIONS UTILISÉES DANS LES FIGURES

La même notation est utilisée pour un muscle et le nerf qui s'y rend.

A

A	atrium buccal
abd	apophyse du bras dorsal
aCl	apodème clypéal
adcd	adducteur du cardo
adMd	adducteur mandibulaire
adMx	adducteur maxillaire
adst	adducteur atipital
aeMd	apodème mandibulaire endosternal
agmMx	ampoule de la glande médiane maxillaire
ala	apodème de la lacinia
aLb	apodème labial
aLrE	apodème labro-épipharyngien
amPo	apodème médian postoccipital
anCl	anteclypéus
anPh	annulaire pharyngien
ao	aorte
aPh	apodème pharyngien
aPo	apodème poatoccipital
asPo	apodème sagittal poatoccipital
ast	apodème stipital

B

B	bouche
ba	bras antérieur
bd	bras dorsal
bp	bras postérieur
bpd	bras postérieur distal
bpp	bras postérieur proximal
bst	bandelette de renforcement du stipes
bv	bras ventral

C

C	cerveau
c	commissure
cI	commissure cI
CA	corps allate
ca	calyx
CC	corps cardiaque
cc	corps central endosquelettique
ccd	condyle d'articulation cardinal
cce	corps central
cd	cardo
cGEa	commissure des ganglions épipharyngiens antérieurs
cgLb	canal de la glande labiale épidermique
cglLb	canal de la glande labiale latérale
cglMx	canal de la glande maxillaire latérale
cgmLb	canal de la glande labiale médiane
cgmMx	canal de la glande médiane maxillaire
Ci	cibarium
ClFr	clypéo-frons
cm	corps médial
cMd	condyle mandibulaire
Co	collum
co	cortex
cp	corpora pedunculata
cPh	constricteur pharyngien
cpr	constricteur prélabial
cPs	cellule du pseudoculus
cr	crurae
cThI-II	connectif pro-mésothoracique
CxI	coxa I
cxLb	coxa labial

D

D	deutocerebrum
dc	dilatateur cibarial
ddPh	dilatateur dorsal pharyngien
dlPh	dilatateur latéral pharyngien
dv	dorso-ventral
dvc	dilatateur ventral du cibarium
dvlb	dorso-ventral labial

E

E	épipharynx
Ea	endosternum antérieur
Ep	endosternum postérieur

Source : MNHN, Paris

F

F	fulturae
fcla	fléchisseur crânial de la lacinia
Foc	foramen occipital
For	foramen oral
fsga	fléchisseur stipital de la gales
fsla	fléchisseur stipital de la lacinia

G

gs	galea
gcd	glène articulaire du cardo
gCl	ganglion clypéal
GEa	ganglion épipharyngien antérieur
geLb	glande épidermique labiale
GEp	ganglion épipharyngien postérieur
GF	ganglion frontal
gHy	ganglion hypopharyngien
glLb	glande latérale labiale
glMx	glande maxillaire latérale
gMd	ganglion mandibulaire
gmLb	glande médiane labiale
gmMx	glande médiane maxillaire
gMx	ganglion maxillaire
gsMd	ganglion sensoriel mandibulaire
gSOE	ganglion sous-œsophagien
gThI	ganglion prothoracique

H - I

h	hypoderme
Hy	hypopharynx
inc	partie incisive

L

la	lacinia
lac	lobes accessoires
lan	languette du pseudoculus
Lb	labium
lco	lobstions corticales
lD	lobes dentocéphaliques
ld	longitudinal dorsal
ldc	branche collaire du ld
ldcc	lame dorsale du corps central
lde	branche endosternale du ld
ldP	lobe dorsal protocéphalique
Lg	lingua
lgLb	muscle latéral de la glande labiale
li	ligula
ll	lame latérale
llP	lobe latéral protocéphalique
lMd	ligament mandibulaire
lMx	ligament maxillaire
Lr	labre
lT	lobes tritocéphaliques
LV	linea ventralis
lv	longitudinal ventral
lvcc	lame ventrale du corps central
lvP	lobe ventrsl protocéphalique

M

Md	mandibule
mgLb	muscle médian de la glande labiale
mm	manchon membraneux
mol	partie molaire
MSO	masse sous-œsophagienne

N

nao	nerf aortique
nCA	nerf du corps allate
nca	nerf cardiaque
nc	nodule
ncc	nervi corporis cardiaci
nCi	nerf cibarial
nCl	nerf clypéal
ncs	nerf cardio-sympathique
nGEa	nerf du ganglion épipharyngien antérieur
ngeFr	nerf de la glande épidermique frontale
nGEp	nerf du ganglion épipharyngien postérieur
nHy	nerf hypopharyngien
ni	nerf intercalaire
nLb	nerf labial
nLg	nerf lingual
nLr	nerf labral
nLy	nerf de Leydig
nMd	nerf mandibulaire
nMx	nerf maxillaire
np	nerf procurrent
npI	nerf appendiculaire I
nPh	nerf pharyngien
nPs	nerf du pseudoculus
nr	nerf récurrent
nSlg	nerf superlingual
ntFr	nerf tégumentaire frontal
nThI	nerf prothoracique
ntOc	nerf tégumentaire occipital

O

o	orifice cuticulaire du pseudoculus
Oc	occiput

Source : MNHN, Paris

Oe œsophage
ogCl orifice de la glande épidermique clypéale
ogE orifice de la glande épipharyngienne
ogFr orifice de la glande épidermique frontale
ogLb orifice de la glande épidermique labiale
oglLb orifice de la glande latérale labiale
oglMx orifice de la glande latérale maxillaire
ogmLb orifice de la glande labiale médisne
ogmMx orifice de la glande médiane maxillaire
op opercule du pseudoculus

P

P protocerebrum
pC plexus céphalique
pd plaque denticulée labiale
pdMd protracteur distal mandibulaire
pgMd poche gnathale mandibulaire
pgMx poche gnathale maxillaire
Ph pharynx
pLb palpe labial
pLr pectine labral
pMx palpe maxillaire
PO pli oral
Po postocciput
pp pont protocérébral
ppMd protracteur distal mandibulaire
prLb prélabium
Ps pseudoculus
ptCl postclypéns
pTh plexus prothoracique
ptLb postlabium

R

rcst rétracteur crânial stipital
rcx2 rétracteur secondicoxal prélabial
rdGF racine dorsale du ganglion frontal
rdMd rétracteur distal mandibulaire
rdpr rétracteur dorsal prélabial
rE rétracteur épipharyngien
rlMd rétracteur latéral mandibulaire
rlpr rétracteur latéral prélabial
rmMd rétracteur médian mandibulaire
roMd rotateur mandibulaire
rpLb rétracteur du palpe labial
rpMx rétracteur du palpe maxillaire
rpt rétracteur postlabial
rst rétracteur stipital
rvGF racine ventrale du ganglion frontal
rvpr rétracteur prélabial

S

sCL suture clypéo-labrale
sCl suture clypéale
sda suspenseur dorsal antérieur
sdp suspenseur dorsal postérieur
sH sclérite hypopharyngien
sl suspenseur latéral
slE sclérite latéral épipharyngien
Slg superlangue
sMd sillon mandibulaire épipharyngien
smE sclérite médian épipharyngien
sPo suture postoccipitale
spPO sclérite pariétal du pli oral
st stipes
StI sternite prothoracique
StII sternite mésothoracique
stpd sterno-pédieux
sv suspenseur ventral

T

T tritocerebrum
TgI pronotum
TgII mesonotum
tLb nerf tégumentaire labial
tMd nerf tégumentaire mandibulaire
tMx nerf tégumentaire maxillaire
tpd tergo-pédieux
tr trachée
tsi tergo-sternal intersegmentaire

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Albrecht (F.,O.), 1953. — The anatomy of the migratory locust. *Univ. London Press*, 11B p.

Applegarth (A.,G.), 1952. — The anatomy of the cephalic region of a centipede *Pseudolithobius megaloporus* (Stuxberg) (Chilopoda). *Microentomology*, **17**, 127-171.

Argilas (A.), 1941. — Contribution à l'étude de *Dilta littoralis* Wom. (Thysanoure, Machilidae). Bordeaux, 226 p.

Arvy (L.) et Gabe (M.), 1953*a*. — Données histophysiologiques sur la neurosécrétion chez les Paléoptères (Ephéméroptères et Odonates). *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, **38**, 591-610.

Aubertot (M.), 1939. — Présence d'un vaisseau dorsal contractile chez les Protoures du genre *Acerentomon*. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **20B**, 120-123.

——, 1943. — Un élément peu connu de la faune d'Auvergne, les Protoures. *Revue Sci. nat. Auvergne*, **9**, (1-4), 11-27.

Bachelier (G.), 1963. — La vie animale dans les sols. Paris, 279 p.

Badonnel (A.), 1934. — Recherches sur l'anatomie des Psoques. *Bull. biol. Fr. Belg.*, supl. **1B**, 1-241.

Bagnall (R.,S.), 1913. — *Acerentomon affine* Bagnall, in : F.W.L. Sladen & R.S. Bagnall & J.E. Collin, *Some interesting British insects. V. Entomologist's mon. Mag.*, **49**, 171-174.

Bareth (C.), 1962. — Neurosécrétion cérébrale et corpora cardiaca chez *Campodea* (*C.*) *remyi* Denis (Diploures). *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **255**, 1792-1794.

Barlet (J.), 1951*b*. — Morphologie du thorax de *Lepisma saccharina* L. (Aptérygote Thysanoure) I. Squelette externe et endosquelette. *Bull. Annls. Soc. r. ent. Belg.*, **87**, 253-271.

—— 1965. — L'endosquelette thoracique d'un Japygide. *Proc. 12e Int. Congr. Ent.*, **2**, 145-146.

Barlet (J.) et Carpentier (F.), 1962. — Le thorax des Japygides. *Bull. Annls. Soc. r. ent. Belg.*, **98**, (B), 95-123.

Bart (A.), 1962. — Sur le système neurosécréteur de *Petrobius maritimus* Leach (Insecte Thysanoure). *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **254**, 3244-3246.

——, 1963. — Données histologiques et expérimentales sur le système neurosécréteur de l'Insecte Aptérygote *Petrobius maritimus* (Leach) *Gen. Comp. Endocrinology*, **3**, (4), 398-411.

Becker (E.), 1910. — Zur Bau des Postantennalorgans der Collembolen. *Z. wiss. Zool.*, **94**, 327-399.

——, 1932. — Zur Frage über den Bau des Postantennalorgans bei Collembolen. *Zool. Zh.*, **12**, 130-135.

Berland (L.) et Bernard (F.), 1951. — Ordre des Hyménoptères. in Grassé : *Traité de Zoologie*, **10**, 771-1226.

Berlese (A.), 1905. — Apparechio per raccogliere presto e in grande numero piccoli artropodi. *Redia*, **2**, 85-89.

——, 1908*b*. — Osservazioni intorno agli Acerentomidi. *Redia*, **5**, 110-122.

——, 1909*a*. — Monografia dei Myrientomata. *Redia*, **6**, 1-182.

——, 1909*b*. — Gli Insetti. **1**, 1004 p.

Bierbrodt (E.), 1942. — Der Larvenkopf von *Panorpa communis L.* und seine Verwandlung, mit besonderer Berücksichtigung des Gehirns und der Augen. *Zool. Jb.* (*Anat.*), **68**, 49-136.

Bitsch (J.), 1952. — Recherches anatomiques sur le labium des Diploures. *Publs. Univ. Dijon*, **9**, 5-26.

——, 1963*a*. — La région clypéo-labrale des Machilides. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **256**, 1361-1363.

——, 1963*b*. — Morphologie céphalique des Machilides (Insectes Thysanoures). *Annls. Sci. nat.* (*Zool.*), s. **12**, **5**, (3-4), 501-706.

Börner (C.), 1900. — Vorläufige Mitteilung zur Systematik der Sminthuridae Tullb., inbesondere des Genus *Sminthurus* Latr. *Zool. Anz.*, **23**, 609-618.

——, 1904. — Sur Systematik der Hexapoden. *Zool. Anz*, **27**, 511-533.

——, 1909. — Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Die Beissmandibel der Insekten und ihre phylogenetische Bedeutung. *Zool. Anz.*, **34**, (3-4), 100-125.

——, 1914. — Die Gleidmassen der Arthropoden. in Lang : *Handbuch der Morphologie*, **4**, 649-694.

Brandt (I.,F.), 1840. — Recueil des Mémoires d'Insectes Myriapodes. Saint-Petersbourg.

Bruckmoser (P.), 1965. — Embryologische Untersuchungen über den Kopfbau der Collembole *Orchesella villosa L. Zool. Jb.* (*Anat.*), **B2**, 299-364.

Buckup (L.), 1959. — Der Kopf von *Myrsidea cornicis* (de Geer) (Mallophaga) *Zool. Jb.* (*Anat.*), **77**, 241-288.

Source : MNHN, Paris

Bullock (T..H.) et Horridge (G.,A.), 1965. — Structure and function in the nervous systems of Invertebrata. I-II, 1719 p.

Carpenter (G., H.), 1903. — On the relationship between the class of the Arthropoda. *Proc. R. Ir. Acad.*, **24**, 320-360.

Carpentier (F.), 1947. — Quelques remarques concernant la morphologie thoracique des Collemboles (Aptérygotes). *Bull. Annls. Soc. r. ent. Belg.*, **83**, (11-12), 297-303.

——, 1949. — A propos des endosternites du thorax des Collemboles (Apterygotes). *Bull. Annls. Soc. r. ent. Belg.*, **85**, (1-2), 41-52.

Cassagnau (P.) et Juberthie (C.), 1966. — Neurosécrétion et organes endocrines chez *Tomocerus minor* (Collemboles). *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **262**, 793-796.

——, 1967*a*. — Structures nerveuses, neurosécrétion et organes endocrines chez les Collemboles. I. Le complexe cérébral des Poduromorphes. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **103**, (1-2), 178-222.

——, 1967*b*. — Structures nerveuses, neurosécrétion et organes endocrines chez les Collemboles. II. Le complexe cérébral des Entomobryomorphes. *Gen. Comp. Endocrinology*, **8**, (3), 489-502.

Cazal (P.), 1946*a*. — Corps paracardiaque et corps allate chez les Japygidae. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **80**, 477-482.

——, 1946*b*. — L'organe décrit par Nabert chez le Collembole *Tomocerus* n'est pas un corps allate. Ses rapports avec l'organe frontal médian des Crustacés et des Lépismes. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **80**, 483-486.

——, 1948. — Les glandes endocrines rétrocérébrales des Insectes. *Bull. biol. Fr. Belg., suppl.* **32**, 1-227, **33**, 9-18.

Chaudonneret (J.), 1946. — Sur la présence d'une glande neurendocrine dans la maxille de *Thermobia domestica* Pack. (Insecte Thysanoure Lépismatide). *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **223**, 292-293.

——, 1948. — Le labium des Thysanoures (Insectes Aptérygotes). *Annls. Sci. nat.* (*Zool.*), s. **11**, **10**, 1-27.

——, 1949. — A propos du corps jugal des Thysanoures. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **74**, 164-167.

——, 1950. — La morphologie céphalique de *Thermobia domestica* (Packard) (Insecte Aptérygote Thysanoure). *Annls. Sci. nat.* (*Zool.*), s. **11**, **12**, 145-302.

——, 1955. — Le système nerveux de la région gnathale de l'Ecrevisse américaine (*Cambarus affinis* Say) et la question des paragnathes. *Trav. Lab. Zool. Stn. aquic. Grimaldi*, **12**.

——, 1956*a*. — A propos de l'origine embryonnaire du crâne des Insectes. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **61**, 17-18.

——, 1956*b*. — Le système nerveux de la région gnathale de l'écrevisse *Cambarus affinis Say*. *Annls. Sci. nat.* (*Zool.*), **18**, 33-61.

——, 1963. — Le problème des « Messores » des larves de Diptères Nématocères et la musculature labrale des Insectes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **88**, (4), 369-378.

Chou, (I.) et Yang (C., K.), 1964. — Studies on Protura. *Acta ent. sin.*, **13**, (2), 249-277.

Claypole (A. M.), 1898*a*. — The embryology and oögenesis of *Anurida maritima*. Guer. *J. Morph.*, **14**, 219-300.

——, 1898*b*. — The embryology of the Apterygota. *Zool. Bull.*, **2**, 69-76.

Comstock (J. H.) et Kochi (C.), 1902. — The skeleton of the head of insects. *Amer. Nat.*, **36**, 13-45.

Condé (B.), 1944*a*. — Sur la faune des Protoures de France. *Revue fr. Ent.*, **11**, 36-47.

——, 1945*b*. — Contribution à la faune française des Protoures. *Ibid.*, **12**, 99-115.

Condé (B.) et François (J.), 1962. — Présence de glandes tégumentaires unicellulaires chez les Protoures. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **87**, (2-3), 221-225.

Cook (E., F.), 1944. — The morphology and musculature of the labrum and clypeus of Insects. *Microentomology*, **9**, (1), 1-35.

Copeland (T., P.), 1964. — New species of Protura from Tennessee. *J. Tenn. Acad. Sci.*, **39**, 17-29.

Crampton (G., C.), 1916. — The orders and relationships of Apterygotan insects. *Jl N. Y. ent. Soc.*, **24**, 267-301.

——, 1921*a*. — The origin and homologies of the so-called superlinguae or « paraglossae » (paragnaths) of Insects and related Arthropods. *Psyche*, **23**, 84-92.

——, 1922*a*. — A comparison of the first maxillae of Apterygotan Insects and Crustacea from the standpoint of phylogeny. *Proc. ent. Soc. Wash.*, **24**, 65-82.

——, 1923. — A phylogenetic comparaison of the maxillae throughout the orders of Insecta. *Jl. N. Y. ent. Soc.*, **31**, (2), 77-107.

——, 1928. — The evolution of Insects, Chilopods, Diplopods, Crustacea and other Arthropods indicated by a study of the head capsule. *Can. Ent.*, **60**, 129-141.

Denis (J., R.), 1926. — Notes sur les Aptérygotes. Sur l'organe postantennaire des Collemboles. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **51**, 241-244.

——, 1928*b*. — Études sur l'anatomie de la tête de quelques Collemboles, suivies de considérations sur la morphologie de la tête des Insectes. *Archs. Zool. exp. gén.*, **68**, 1-191.

——, 1949. — Sous-classe des Aptérygotes. in Grassé : *Traité de Zoologie*, **9**, 112-175.

——, 1964. — Compléments et corrections au vol VIII dn Traité de P.P. Grassé (Morphologie des Arthropodes). 5e partie. *Trav. Lab. Zool. Stn. aquic. Grimaldi*, **63**, 1-69.

Source : MNHN, Paris

DORSAY (C., K.), 1943. — The musculature of the labrum, labium and pharyngeal region of adult and immature Coleoptera. *Smithson. misc. Collns*, **103**, 1-42.

DUPORTE (E., M.), 1957. — The comparative morphology of the insect head. *A. Rev. Ent.*, **2**, 55-70.

EVANS (A., M.), 1921. — On the structure and occurence of the maxillulae in the orders of insects. *J. Linn. Soc.* (*Zool.*), **34**, 429-456.

EWING (H., E.), 1940. — The Protura of North America. *Ann. ent. Soc. Am.*, **33**, 495-551.

FAHLANDER (K.), 1938. — Beiträge zur Anatomie und systematischen Einteilung der Chilopoden. *Zool. Bidr. Upps.*, **17**, 1-148.

FERNALD (H., T.), 1890*b*. — The relationships of arthropods. *Stud. biol. Lab. Johns Hopkins Univ.*, **4**, 431-513.

FERRIS (G., F.), 1942. — Some observations on the head of insects. *Microentomology*, **7**, 25-62.

FOLSOM (J., W.), 1899. — The anatomy and physiology of the mouth-parts of the Collembolan *Orchesella cinctal*. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **35**, (2), 1-40.

——, 1900. — The development of the mouth-parts of *Anurida maritima* Guér. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **36**, (5), 87-157.

FRANÇOIS (J.), 1959. — Squelette et musculature céphalique d'*Acerentomon propinquum*. (Condé) (Ins. Protoures). *Trav. Lab. Zool. Stn. aquic. Grimaldi*, **29**, (1-2), 1-58.

——, 1964. — Squelette thoracique des Protoures. *Ibid.*, **55**, 1-18.

——, 1965. — Sur la présence de glandes neurendocrines rétrocérébrales chez les Protoures. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **260**, 2307-2309.

FÜLLER (H.), 1963. — Histologische, polarisationoptische und histochemische Untersuchungen über das bindegewebige Innenskelett der Chilopoden. *Z. wiss. Zool.*, **168**, (1-2), 184-207.

GABE (M.), 1953*e*. — Données histologiques sur les glandes endocrines céphaliques de quelques Thysanoures. *Bull Soc. zool. Fr.*, **78**, (2-3), 178-193.

GEORGE (M.), 1963. — Sudies on *Campodea* (Diplura): the anatomy of the glands and sense-organs of the head. *Quart. Jl. microsc. Sci.*, **104**, (1), 1-21.

GOLDI (E., A.), 1913. — Die bisherige Anschauung hezuglich der Homologie der Insekten-Mundteile mit der Derivaten des Spaltfusses der Crustaceen und eine notwendig gewordene Modification. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **12**, 146-151.

GOTO (H., E.), 1964. — On the use of chlorazol black as an aid to the identification of Collembola. *Pedobiologia*, **3**, (4), 256-258.

GRASSI (B.), 1886*a*. — I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. II. Sistematica, morfologia e nota embriologica sull' *Japyx* e la *Campodea*. *Atti Accad. gioenia Sci. nat.*, s. 3, **18**, 1-83.

——, 1889. — Les ancêtres des Myriapodes et des Insectes. Anatomie comparée des Thysanoures et considérations générales sur l'organisation des Insectes. *Archs. ital. Biol.*, **11**, 1-11, 291-337, 389-419.

HAGET (A.) et GARAUDY (M.), 1964. — Quelques précisions sur les « appendices intercalaires » de l'embryon du Collembole *Anurida maritima*. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **258**, 3364-3366.

HANDLIRSCH (A.), 1928. — Systematische Übersicht. in *Schröder's Handb.* d. *Ent.*, **3**, 377-1143.

——, 1950. — Erste Unterklasse der Insekta, Apterygogenca oder Apterygota. in : *Kukenthal & Krumbach, Handbuch der Zoologie*, **4**, (1), 590-618.

HANDSCHIN (E.), 1920*c*. — Jurassische Proturen. *Acerentulus* und *Eosentomon* aus der Jouxtale. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **13**, 81-87.

HANSEN (H., J.), 1893. — Zur Morphologie der Gleidmassen und Mundteile bei Crustaceen und Insekten. *Zool. Anz.* **16**, 193-198, 201-212.

——, 1925. — Studies on Arthropoda. II. Copenhague.

——, 1930. — Studies on Arthropoda. III. On the comparative morphology of the appendages in the Arthropoda. Copenhague, 376 p.

HANSTRÖM (B.), 1928. — Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere unter besonderer Berücksichtigung seiner Funktion. Berlin, 628 p.

——, 1940. — Inkretorische Sinneorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. *K. svenska Vetensk-Akad. Handl.*, **18**, (8), 1-266.

——, 1942. — Die Corpora cardiaca und Corpora allata der Insekten. *Biol. gen.*, **15**, 485-531.

——, 1943*b*. — Ergänzende Beobachtungen über das Corpus cardiacum und das Stirnaugen der Machiliden und das Gehirn der Campodeiden. *K. fysiogr. Sallsk. Lund. Förh.*, **13**, (22), 1-5.

HENNINGS (C.), 1906. — Das Tömösvarysche Organ der Myriapoden. II. *Z. wiss. Zool.*, **80**, 577-641.

Source : MNHN, Paris

HENRIKSEN (K., L.), 1928. — Contribution to the interpretation of the cephalic segmenta of the Arthropoda. *4° Int. Cong. Ent.*, 2, 569-593.

HENRY (L., M.), 1948. — The nervous system and the segmentation of the head in the Annulata. IV. *Microentomology*, **13**, 1-26.

——, 1953. — The nervous sytem of the Pycnogonida. *Ibid.*, **18**, 16-36.

HEYMONS (R.). — Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. *Anhang. z. d. Abh. Köngl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*, 66 p.

——, 1897*a*. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L. *Z. wiss. Zool.*, **62**, 582-631.

——, 1901. — Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. *Zoologica*, **13**, 1-244.

HILTON (W., A.), 1936*a*. — Protura. Nervous system and sense organs. *J. Ent. Zool.*, **28**, 11-12.

HIRSCHLER (J.), 1909. — Die Embryonalenentwicklung von *Donacia crassipes* L. *Z. wiss. Zool.*, **92**, 627-744.

HOFFMANN (R., W.), 1905. — Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge von *Tomocerus plumbeus* L. II. Beiträge zur Kenntnis der Collemholen. *Z. wiss. Zool.*, **82**, 638-663.

——, 1908. — Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzuge und das Kopfnervensystem von *Tomocerus plumbeus* L. III. *Ibid.*, **89**, 598-689.

——, 1911. — Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Collembolen. *Zool. Anz.*, **37**, 353-277.

HOLMGREN (N.), 1909. — Termitenstudien. I. Anatomische Untersuchungen. *K. svenska Vetensk-Akad. Handl.*, **44**, 1-215.

——, 1916. — Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. *K. svenska Vetensk-Akad. Handl.*, **56**, 1-303.

——, 1920. — Vergleichendes über den Kopfbau der Crustaceen und Hexapoden. *Ark. Zool.*, **13**, (5), 1-59.

HOLSTE (G.), 1910. — Das Nervensytem von *Dytiscus marginalis*. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. *Z. wiss. Zool.*, **96**, 419-476.

HOYT (C., P.), 1952. — The evolution of the mouth parts of adult Diptera. *Microentomology*, **17**, 61-125.

IMADATE (G.), 1966. — Taxonomic arrangement of Japanese Protura. (IV). The Proturan chaetotaxy and its meaning to phylogeny. *Bull. natn. Sci. Mus.*, Tokyo, **9**, (3), 277-315.

IMMS (A., D.), 1906. — *Anurida. Liverpool mar. Biol. Comm. Mem.*, **13**, 1-99.

JANET (C.), 1900. — Recherches sur l'anatomie de la Fourmi et essai sur la constitution morphologique de la tête de l'Insecte. Paris, 205 p.

JANIN (M.), 1947. — Contribution à l'étude du thorax des Collemboles. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **225**, 646-647.

KESLEY (L., P.), 1954. — The skeleto-motor mechanism of the Dohson fly, *Corydalus cornutus* L. Head and prothorax. *Mem. Cornell Univ. agric. Exp. Stn*, Ithsca, **334**, 1-51.

KUWANA (Z.), 1935. — The innervation of the alimentary canal of the silkworm larva. *Annotnes zool. jap.*, **15**, 247-260.

LERMA (B. de), 1949. — Gli organi frontali degli insetti spterigoti. *Annali Ist. sup. Sci. Lett. SChiara*, **16**, (1), 153-157.

——, 1947. — L'organo frontale mediane di *Ctenolepisma targionii* (Grassi e Rov.), suo valore di organo endocrino. *Arch. zool. ital.*, **32**, 251-262.

——, 1951. — Note originali e critiche sulla morfologia comparata degli organi frontali degli artropodi. *Annali Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli*, **3**, (1), 1-25.

LHOSTE (J.), 1951*a*. — Les organes épipharyngiens chez l'imago de *Forficulo auricularia* L. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **76**, 306.

——, 1951*b*. — Sur la présence de ganglions épipharyngiens chez *Forficula auriculoria* L. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **232**, 264-266.

——, 1957. — Données anatomiques et histophysiologiques sur *Forficula auricularia* L. *Archs. Zool. exp. Gén.*, **95**, 75-252.

MACNAMARA (C.), 1924. — The food of Collembola. *Can. Ent.*, **56**, 99-104.

MAKI (T.), 1938. — Studies on the thoracic musculature of insects. *Mem. Fac. Sci. Agr. Taihoku imp. Univ.*, **24**, (1), 1-343.

MANTON (S., M.), 1964. — Mandibular mechanisms and the evolution of arthropods. *Phil. Trans. R. Soc.* (B), **247**, 1-184.

MARCUS (H.), 1949*a*. — El organo postantennal en Apterygota, termitas y hormigas. *Folia univ.*, Cochabamba, **3**, 44-51.

MARTEN (W.), 1939. — Zur Kenntnis von *Campodea*. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **36**, 41-88.

MATSUDA (R.), 1965. — Morphology and evolution of the insect head. *Mem. Am. ent. Inst.*, **4**, 1-334.

Source : MNHN, Paris

MEINERT (F.), 1865. — Campodese, eine familie af Thysanurernes orden. *Natur. Tidsskr.*, **3**, (3), 400-440.

MENEES (J., H.), 1958*b*. — The facial areas, labrum, epipharynx, hypopharynx and mandibles of the larva of *Anopheles quadrimaculatus* Say. *Bull. Brooklyn ent. Soc.*, **53**, (5), 124-140.

MUKERJI (D.), 1932. — Description of a new species of Collembolan and its anatomy. *Rec. Indian Mus.*, **34**, 47-79.

NABERT (A.), 1913. — Die Corpora allata der Insekten. *Z. wiss. Zool.*, **104**, 181-358.

NASSONOW (N.), 1887. — K morfologiji nizsich nasekomych. *Lepisma, Campodea* i *Lipura*. *Izv. imp. Obshch. Estest. Antrop. Etnogr. imp. mosk. Univ.*, **52**, (1), *Trudy Lab. Zool. Mus.*, **3**, (1), 15-86.

NOARS (R.), 1961. — Recherches sur l'anatomie céphalique des larves d'Ephémères : le problème de l'hypopharynx. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **252**, 457-459.

——, 1962. — Nouvelles données sur l'anatomie céphalique des larves de *Cloeon*. *Bull. Soc. linn.*, Lyon, **31**, 38-47.

ORLOV (G.), 1924. — Die Innervation des Darmes der Insekten. (Larven von Lamellicornien). *Z. wiss. Zool.*, **122**, 425-502.

OUDEMANS (J., T.), 1887. — Bijdrage tot de kennis de Thysanura en Collembola. Amsterdam, 104 p.

PACKARD (A., S.), 1871*b*. — Embryological studies of *Diplax*, *Perithemis*, and the Thysanurous genus *Isotoma*. *Mem. Peabody Acad. Sci.*, **1**, 1-21.

PACLT (J.), 1956*b*. — Biologie der primär flügellosen Insekten. Jena, 258 p.

PESSON (P.), 1944. — Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de Coccides. *Monogr. Sta. Lab. rech. agr.*, Paris, 266 p.

——, 1951. — Ordre des Homoptères, in Grassé : *Traité de Zoologie*, **10**, 1385-1656.

——, 1951. — Ordre des Thysanoptères, in Grassé : *Traité de Zoologie*, **10**, 1805-1869.

PFLUGFELDER (O.), 1933. — Über den feineren Bau der Schläfeorgane der Myriapoden. *Z. wiss. Zool.*, **143**, 127-155.

PHILIPTSCHENKO (J.), 1912*b*. — Die Embryonalentwicklung von *Isotoma cinerea Nic. Z. wiss. Zool.*, **103**, 519-660.

PILLON (M.), 1950. — Recherches sur l'hypopharynx de *Machilis annulicornis* L. *Bull. Scient. Bourgogne* (suppl.), **6**, 1-26.

PIPA (R., L.) et NISHIOKA (R., S.) et BERN (H., A.), 1964. — Thysanuran median frontal organ : its structural ressemblance to photoreceptors. *Science*, **146**, (3634), 829-831.

POISSON (R.), 1951. — Ordre des Hétéroptères, in Grassé : *Traité de Zoologie*, **10**, 1657-1804.

PRELL (H.), 1911. — Beiträge zur Kenntnis der Proturen. I. Über der Tracheenverlauf bei Eosentomiden. *Zool. Anz.*, **38**, 185-193.

——, 1913*a*. — Deutsche Proturen (Demonstration). *Verh. dt. Zool. Ges.*, **23**, 253-257.

——, 1913*b*. — Das Chitinskelett von *Eosentomon*, ein Beitrag zur Morphologie der Insektenkörpers. *Zoologica*, **25**, (4), 1-58.

PROWAZEK (S.), 1900. — Bau und Entwicklung der Collembolen. *Arb. zool. Inst. Univ. Wien*, **12**, 335-370.

PURCELL (W., F.), 1909. — The development and origin of the repiratory organs in Araneae. *Quart. Jl. microsc. Sci.*, **54**, 1-110.

RAABE (M.), 1963. — Existence chez divers insectes d'une innervation tritocérébrale des corpora cardiaca. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **257**, 1552-1555.

RAMCKE (J.), 1965. — Der Kopf der Schweinelaus (*Haematopinus suis* L., Anoplura). *Zool. Jb.* (*Anat.*), **82**, (4), 547-647.

RILEY (W., A.), 1904. — The embryological development of the skeleton of the head of *Blatta*. *Am. Nat.*, **38**, 777-810.

RILLING (G.), 1960. — Das Skelettmuskelsystem der ungeflügelten Reblaus (*Dactylosphaera vitifolii* Shimer). *Vitis*, **2**, 222-240.

RIMSKY-KORSAKOW (M.), 1911*a*. — Zur geographischen Verbreitung und Biologie der Proturen. *Russk. ent. Obozr.*, **11**, 411-417.

——, 1911*b*. — Ob organizaciji Protura Silv. *Trudy S-Peterb. Obshch. Estest.*, **42**, 17-34, 96-98.

RISLER (H.), 1951. — Der Kopf von *Bovicola caprae* (Gurlt.) (Mallophaga). *Zool. Jb.* (*Anat.*), **71**, 325-374.

ROUSSET (A.), 1958. — Sur le système nerveux central céphalique de la larve de *Coniopteryx* (Neuropt. Plannipennes). *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **246**, 842-845.

——, 1965. — Morphologie céphalique des larves de Plannipennes (Insectes Neuropteroïdes). *Mém. Mus. nat. Hist. nat., Paris, (A, Zool.)*, **42**, 1-199.

SAFFRÉ (G.), 1957. — Le tentorium de la larve du troisième stade d'*Acanthaclisis* (*Synclisis*) *baetica*. Ramb. *Bull. Soc. Scient. Bretagne*, **34**, (1-2), 55-61.

SAINT-REMY (C.), 1890. — Contribution à l'étude du cervesu chez les Arthropodes trachéates. *Archs Zool. exp. Gén.*, **5**, (2), (suppl. mem. IV), 1-274.

Source : MNHN, Paris

Schaller (F.) et Wolter (H.), 1962. — Bau und Funktion der stechend-saugenden Mundwerkzeuge der Collembolen. *Verh. dt. zool. Ges.*, **36**, 440-447.

Schepotieff (A.), 1909. — Studien über niedere Insekten. *Zool Jb.* (*Anat.*), **28**, 121-138.

——, 1910. — Neue Arbeiten über niedere Insekten. *Zool. Zentbl.*, **17**, (S-6), 129-142.

Schimkewitsch (W.), 1895. — Über Bau und Entwicklung des Endosternits der Arachniden. *Zool. Jb.* (*Anat.*), 8, 191-216.

Scholl (G.), 1965. — Die Kopfentwicklung von *Carausius* (*Dixippus*) *morosus*. *Zool. Anz.*, **28**, suppl., 580-596.

Sedlag (U.), 1952. — Untersuchungen über den Ventraltubus der Collembolen. *Wiss. Z. Martin-Luther Univ. Halle-Wittenb. (math.-naturw. Reihe)*, **1**, (1-2), 93-127.

Seguy (E.), 1951. — Ordre des Diptères, in Grassé : *Traité de Zoologie*, **10**, 451-574.

——, 1951. — Ordre des Anoploures ou Poux. *Ibid.*, **10**, 1365-1384.

Sharan (R., K.) et Baid (I., C.), 1965. — Neurosecretory cells in supraoesophageal ganglion of *Lepisma domestica* Packard. *Naturwissenschaften*, **52**, (25), 594-595.

Silvestri (F.), 1907. — Descrizione di un nuovo genere d'Insetti apterigoti rappresentante di un nuovo ordine. *Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici*, **1**, 296-311.

——, 1933*b*. — Sulle appendici de capo degli Japigidae (Thysanura Entotropha) e respettivo confronto con quelle dei Chilopodi, Diplopodi et dei Crostacei. *5° Int. Cong. Ent.*, **2**, 329-343.

Siewing (R.), 1963. — Zur Problem der Arthropodenkopfsegmentierung. *Zool. Anz.*, **170**, (11-12), 429-468.

Smreczynski (S.), 1932. — Embryologische Untersuchungen über die Zusammensetzung des Kopfes von *Silpha obscura* L. (Coleopt.). *Zool. Jb.*, (*Anat.*), **55**, 233-314.

Snodgrass (R., E.), 1928. — Morphology and evolution of the insect head and its appendages. *Smithson. misc. Collns*, **81**, (3), 1-158.

——, 1947. — The insect craninm and the « epicranial suture ». *Ibid.*, **107**, (7), 1-52.

——, 1935. — Principles of the insect morphology. New York & London, 667 p.

——, 1950. — Comparative studies on the jaws of mandibulate Arthropods. *Smithson. misc. Collns.*, **116**, (1), 1-85.

——, 1951*b*. — Comparative studies on the head of mandthulate Arthropods. Ithaca & New York, 118 p.

——, 1952. — A textbook of arthropod anatomy. Ithaca, 363 p.

——, 1958. — The insect tentorium and its antecedents. Proc. *10° Int. Congr. Ent.*, **1**, 487.

——, 1960. — Facts and theories concerning the insect head. *Smithson. misc. Collns.*, **142**, (4), 1-66.

Stach (J.). — Pierwonogi, Protura, in : *Klucze do oznaczania owadow Polski*, (3-5), 1-63.

Stojanovitch (C., J.), 1945. — Thchesd and mouthparts of the snckíng lice (Insecta : Anoplura). *Microentomology*, **10**, 1-46.

Strenger (A.), 1952. — Die funktionelle und morphologische Bedeutung der Nähte am Insektetkopf. *Zool. Jb.* (*Anat.*), **72**, 468-521.

——, 1953. — Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven. *Öst. zool. Z.*, **4**, 191-228.

Stummer-Traunfels (R. von), 1891. — Vergleichende Untersnchungen über die Mundwerkzeuge der Thysanuren und Collembolen. *Sber. Akad. Wiss. Wien* (*math. naturw. Cl.*), **100**, (1), 216-236.

Sturm (H.), 1959. — Die Nahrung der Proturen. *Naturwissenschaften*, **46**, 90-91.

Tiegs (O., W.), 1940. — The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella agilis*. *Quart. Jl. microsc. Sci.*, **82**, 1-225.

——, 1947. — The development and affinities of Pauropoda, based on a study of *Pauropus silvaticus*. *Ibid.*, **88**, 165-267.

Tillyard (R., J.), 1931*a*. — The evolution of the class Insecta. *Pap. Proc. r. Soc. Tusm.* (1930), 1-89.

Tömösvary (E.), 1883. — Eigentümliche Sinnenorgane der Myriapoden. *Math. naturw. Ber. Ung.*, **1**, 324-326.

Tullberg (T.), 1871. — Förteckning öfter svenska Podurider. *Ofvers. K. Vetensk Akad. Förh.*, **28**, 143-155.

Tüllgren (E.), 1918. — Ein sehr einfacher Ausleseapparat für terricole Tierformen. *Z. angew. Ent.*, **4**, 149-150.

Tuxen (S., L.), 1931*b*. — Monographie der Proturen. I. Morphologie nebst Bemerkungen über die Systematik und Ökologie. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **22**, 671-720.

——, 1949*b*. — Über den Lebenszyclus und die postembryonale Entwicklung zweier dänischer Proturengattungen. *K. danske Vidensk. Selsk. Skr.* (*biol.*), **6**, (3), 1-50.

——, 1952. — Über das sogennante Tentorium der Proturen. Vorläufige Mitteilung. *Trans. 9° Int. Congr. Ent.*, **1**, 169-171.

——, 1958*a*. — Relationships of Protura. *Proc. 10° Int. Cong. Ent.*, **1**, 493-497.

——, 1959*a*. — The phylogenetic significance of entognathy in entognathous Apterygotes. *Smithson. misc. Collns*, **137**, 379-416.

Source : MNHN, Paris

——, 1960*c*. — Neues über die von Rimsky-Korsakow, Prell, Stach, Denis, Ionescu, Strenzke und Gisin beschriebenen Arten von *Eosentomon*. *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren*, **123**, 1-16.

——, 1961*d*. — Neues über die von Bagnall, Bonet, Strenzke, Gisin und Stach beschriebenen Acerentomiden (Protura). *Ent. Meddr.*, **31**, 164-191.

——, 1963*b*. — Phylogenetical trends in the Protura. *Z. Zool. Syst. Evol.-forsch.*, **1**, 277-310.

——, 1963*c*. — Vermutete äussere Anzeichen einer Kopfsegmentierung bei den Arthropoden. *Zool. Anz.*, **170**, (11-12), 468-480.

——, 1964. — The Protura. A revision of the species of the world with keys for determination. Paris, 360 p.

Uzel (H.), 1898. — Studien über die Entwicklung der Apterygoten Insekten. Berlin, 58 p.

Vassal (M., A.), 1938. — Recherches sur l'hypopharynx des Ephémères. *Bull. scient. Bourgogne*, **8**, 133-140.

Vayssiere (A.), 1882. — Recherches sur l'organisation des larves d'Ephémérines. *Ann. Sci. nat.* (*Zool.*), **13**, 1-137.

Verhoeff (K., W.), 1904*b*. — Zur vergleichenden Morphologie und Systematik der Japygiden, zugleich zweiter Aufsatz über den Thorax der Insekten. *Arch. Naturgesch.*, **70**, 63-114.

——, 1905. — Über Felsenspringer, Machiloides. II. Uber vergleichende Morphologie des Kopfes niederer Insecten mit besonderer Berücksichtigung der Demapteren und Thysanuren. *Nova Acta*, **84**, 78-126.

Viallanes (H.), 1887*a*. — Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Quatrième mémoire. *Annls. Sci. nat.* (*Zool.*), s 7, **2**, 5-100.

——, 1887*b*. — Études histologiques et organiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Cinquième mémoire. *Annls. Sci. nat.* (*Zool.*), s. 7, **4**, 1-98.

——, 1803. — Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Sixième mémoire. *Ibid.*, **14**, 405-456.

Wada (S.), 1966*b*. — Analyse der Kopf-Hals-Region von *Tachycines* (Saltatoria) in morphogenetische Einheiten. II. Mitteilung : Experimentell-teratologische Befunde am Kopfskelett mit Berücksichtigung des zentralen Nervensystems. *Zool. Jb.* (*Anat.*), **83**, 235-326.

Watson (J., A., L.), 1963. — The cephalic endocrine system in the Thysanura. *J. Morph.*, **113**, 359-374.

Weber (H.), 1933. — Lehrbuch der Entomologie. Jena, 726 p.

——, 1952. — Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten. *Fortschr. Zool.*, **9**, 18-231.

——, 1954*a*. — Grundriss der Insektenkunde. Jena, 428 p.

Wheeler (W., M.), 1893. — A contribntion to insect embryology. *J. Morph.*, **8**, 1-160.

Wiesmann (R.), 1926. — Zur Kenntnis der Anztomie und Entwicklungsgeschichte der Stabheuschrecke *Carausius morosus* Br. III. Entwicklung und Organogenese der Cölomblasen von *Carausius morosus*. *Zool. vergl. Anat. Inst. Univ. Zürich*, 205 p.

Willem (V.), 1897. — Les yeux et les organes postantennaires des Collemboles. *Annls. Soc. ent. Belg.*, **41**, 225-226.

——, 1900*c*. — Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. *Mém. Acad. r. Sci. Lett. Belg.*, **58**, 1-144.

Willem (V.) et Sabbe (H.), 1897. — Le tube ventral et les glandes céphaliques des Sminthures. *Annls. Soc. ent. Belg.*, **41**, 130-132.

Willey (R., B.), 1961. — The morphology of the stomodeal nervous system in *Periplaneta americana* (L.) and other blattaria. *J. Morph.*, **108**, (2), 219-261.

Williams (C., B.), 1913*b*. — A summary of the present knowledge of the Protura. *Entomologist*, **46**, 225-232.

Wiren (E.), 1918. — Zur Morphologie und Phylogenie der Pantopoden. *Zool. Bidr. Upps.*, **6**, 1-177.

Wolter (H.), 1963. — Vergleichende Untersuchungen zur Anatomie und Funktionsmorphologie der stechend-saugenden Mundwerkzeuge der Collembolen. *Zool. Jb.*, (*Anat.*), **81**, (1), 27-100.

Yin (W., Y.), 1965. — Studies on chinese Protura. II. A new family of the suborder Eosentomonoides. *Acta ent. sin.*, **14**, (2), 186-195.

Zawarzin (A.), 1924*b*. — Zur Morphologie der Nervenzentren. Das Bauchmark der Insekten. Ein Beitrag zur vergleichenden Histologie (Histologische Studien über Insekten. VI). *Z. wiss. Zool.*, **122**, 323-424.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION 3

Matériel. — Techniques. — Terminologie 4

CHAPITRE I. — LA CAPSULE CÉPHALIQUE 7

I. *Eosentomon transitorium* 7

1. Epicranium 7
2. Région clypéo-labrale 9
3. Plis oraux 12
4. Linea ventralis 14

II. — *Acerentomon affine* 15

1. Epicranium 15
2. Région clypéo-labrale 15
3. Plis oraux 16
4. Linea ventralis 16

III. — Interprétations 16

1. Région clypéo-labrale 16
2. Plis oraux 18
3. Linea ventralis 20

CHAPITRE II. — LES FORMATIONS CÉPHALIQUES ENDOSQUELETTIQUES 23

I. — Le fulcro-endosternum 23

1. *Eosentomon transitorium* 23

a. Bras antérieurs 24. *b*. Corps central. 25. *c*. Bras postérieurs. 25. *d*. Musculature 26.

2. *Acerentomon affine* 29

a. Bras antérieurs 29. *b*. Corps central. 29. *c*. Bras postérieurs. 30. *d*. Musculature 30.

II. — La région postoccipitale et collaire 31

1. *Eosentomon transitorium* 31

a. Apodème postoccipital : 31. *b*. Apodème sagittal : 31. *c*. Collum : 31. *d*. Musculature : 32

2. *Acerentomon affine* 32

a. Apodèmes : 32. *b*. Collum : 32. *c*. Musculature : 32.

III. — Interprétations 32

A. Le fulcro-endosternum 32

a. Hypothèses en présence : 32. *b*. Analyse critique des différentes interprétations : 33. *c*. Interprétation de l'endosquelette céphalique des Protoures : 38. *d*. Le ligament maxillaire : 41. *e*. Le plexus céphalique impair : 41. *f*. Conclusions : 41.

Source · MNHN, Paris

B. La région postoccipitale et collaire : la limite labio-prothoracique..... 42

a. Régions tergales : 42. *b*. Régions latérales et ventrales : 43. *c*. Limite labio-prothoracique : 43. *d*. Suture postoccipitale : 44.

CHAPITRE III. — LE SYSTÈME NERVEUX..... 45

A. Le système nerveux central..... 45

I. — *Eosentomon transitorium*..... 45

1. Cerveau..... 45

a. Protocerebrum : 46. *b*. Deutocerebrun : 46. *c*. Nerfs issus du cerveau : 46.

2. Collier périoesophagien..... 48

3. Masse sous-oesophagienne..... 48

II. — *Acerentomon affine*..... 48

1. Cerveau..... 48

a. Protocerebrum : 48. *b*. Deutocerebrum : 49. *c*. Nerfs issus du cerveau : 49.

2. Collier périoesophagien..... 51

3. Masse sous-oesophagienne..... 51

III. Interprétations..... 51

1. Protocerebrum..... 51

2. Deutocerebrum..... 52

3. Tritocerebrum..... 52

4. Masse sous-oesophagienne..... 53

B. Le système stomatogastrique..... 55

I. *Eosentomon transitorium*..... 55

1. Système du ganglion frontal..... 55

a. Racines dorsales du ganglion frontal : 55. *b*. Racines ventrales du ganglion frontal : 55. *c*. Ganglion frontal : 56.

2. Ganglions épipharyngiens..... 56

II. *Acerentomon affine*..... 56

1. Système du ganglion frontal..... 56

a. Racines dorsales du ganglion frontal : 56. *b*. Racines ventrales du ganglion frontal : 57 *c*. Ganglion frontal : 57.

2. Système des ganglions épipharyngiens..... 57

III. Interprétations..... 57

1. Système du ganglion frontal..... 57

a. Racines dorsales : 57. *b*. Racines ventrales : 57. *c*. Ganglion frontal : 58. *d*. Anneau oral : 58.

Source : MNHN, Paris

2. Système des ganglions épipharyngiens 59

C. Le système nerveux rétrocérébral 59

I. Cellules neurosécrétrices cérébrales 60

1. Cellules protocérébrales médianes 60
2. Cellules protocérébrales latérales 60

II. Nerfs cardiaques 60

1. Nervi corpori cardiaci I 60
2. Nervi corpori cardiaci II 61
3. Nerfs cardiaques 61

III. Corps cardiaque 61

IV. Corps allate 61

V. Interprétations 62

1. Cellules neurosécrétrices 62
2. Nerfs cardiaques 62
3. Corps cardiaque 62
4. Corps allates 63

D. Le pseudoculus 64

I. *Eosentomon transitorium* 64

II. *Acerentomon affine* 64

III. Interprétations 64

CHAPITRE IV. — LES PARTIES CÉPHALIQUES DU STOMODEUM 67

I. *Eosentomon transitorium* 67

1. Cavité préorale et stomodéale : squelette 67
2. Musculature 68

a. Muscles cibariaux : 68. *b*. Muscles pharyngiens : 68.

3. Innervation 68

II. *Acerentomon affine* 69

1. Cavité préorale et stomodéale : squelette 69
2. Musculature 69

a. Muscles cibariaux : 69. *b*. Muscles pharyngiens : 70.

3. Innervation 70

III. Interprétations 70

1. Les mouvements du pharynx 70
2. La musculature pharyngienne des Protoures 70
3. La position de la bouche 71

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V. — L'HYPOPHARYNX 73

I. *Eosentomon transitorium* 73

1. Squelette 73

a. Lingua : 73. *b.* Superlangues : 73.

2. Musculature 73

3. Innervation 74

II. *Acerentomon affine* 74

1. Squelette 74

a. Lingua : 74. *b.* Superlangues : 74.

2. Musculature 74

3. Innervation 74

III. Interprétations 75

1. Valeur morphologique de la lingua 75

2. Valeur morphologique des superlangues 76

CHAPITRE IV. — LA MANDIBULE 81

I. *Eosentomon transitorium* 81

1. Squelette 81

2. Musculature 82

a. Muscles crânio-mandibulaires : 82. Muscles endosterno-mandibulaires : 83.

3. Innervation 84

II. *Acerentomon affine* 86

1. Squelette 86

2. Musculature 86

a. Muscles crânio-mandibulaires : 86. *b.* Muscles endosterno-mandibulaires : 86.

3. Innervation 86

III. Interprétations 86

1. Mécanisme mandibulaire 86

a. Eosentomon : 86. *b. Acerontomon* : 87.

2. Type mandibulaire des Protoures 88

3. La position de la mandibule : l'entotrophie 88

4. Le ligament mandibulaire 88

5. Musculature 89

6. Type primitif de la mandibule des Protoures 90

CHAPITRE VII. — LA MAXILLE 91

I. *Eosentomon transitorium* 91

1. Squelette 91

Source : MNHN, Paris

2. Musculature 92
a. Muscles du cardo : 92. *b.* Muscles du stipes : 92. *c.* Muscles de la lacinia: 93. *d.* Muscles de la gales : 94. *e.* Muscles du palpe : 94.
3. Glandes maxillaires 95
a. Glande maxillaire médiane : 95. *b.* Glande maxillaire latérale : 97.
4. Innervation 97
II. *Acerentomon affine* 99
1. Squelette 99
2. Musculature 99
a. Muscles du cardo : 99. *b.* Muscles du stipes : 99. *c.* Muscles de la lacinia : 99. *c.* Muscles de la galea : 99. *e.* Muscles du palpe : 99.
3. Glandes maxillaires 100
a. Glande maxilaire médiane : 100. *b.* Glande maxillaire latérale : 101.
3. Innervation 101
III. Interprétations 101
1. Mécanisme maxillaire : rôle des muscles 101
a. Eosentomon : 101. b. *Acerentomon* : 101.
2. L'entotrophie de la maxille 101
3. Le ligament maxillaire 102
4. Anatomie comparée de la maxille 102
A. Protoures : 102. B. Aptérygotes : 102.
5. Évolution 104
6. Interprétation de la maxille 104

CHAPITRE VIII. — LE LABIUM 107
I. *Eosentomon transitorium* 107
1. Squelette labial 107
a. Postlabium : 107. *b.* Prélabium : 107.
2. Musculature labiale 107
a. Muscle dorso-ventral labial : 107. *b.* Muscle du postlabium : 107. *c.* Muscles du prélabium : 108. *d.* Muscles du palpe : 108. *e.* Muscles de la glande labiale médiane : 108.
3. Glandes labiales 108
a. Glande médiane labiale : 109. *b.* Glande latérale labiale : 109.
4. Innervation 109
II. *Acerentomon affine* 110
1. Squelette labial 110
a. Postlabium : 110. *b.* Prélabium : 110.
2. Musculature 111
a. Muscle dorso-ventral : 111. *b.* Muscle du postlabium : 111. *c.* Muscles du prélabium : 111. *d.* Muscles du palpe : 112.

Source : MNHN, Paris

3. Glandes labiales 112
a. Glande médiane : 112. *b*. Glande latérale : 113.
4. Innervation 113
III. Interprétations 114
1. Anatomie comparée du labium 114
a. Protoures : 114. *b*. Aptérygotes entotrophes : 114.
2. L'entotrophie 114
3. Évolution du labium des Protoures 115
4. Constitution morphologique du labium 115

CHAPITRE IX. — LES PARTIES CÉPHALIQUES DES SYSTÈMES TRACHÉEN ET AORTIQUE.

I. Système trachéen 117
II. Système aortique 117

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS 119

ABSTRACT AND CONCLUSIONS 121

TABLEAUX 123

ABRÉVIATIONS UTILISÉES DANS LES FIGURES 127

BIBLIOGRAPHIE 131

TABLE DES MATIÈRES 139

PLANCHES 145

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

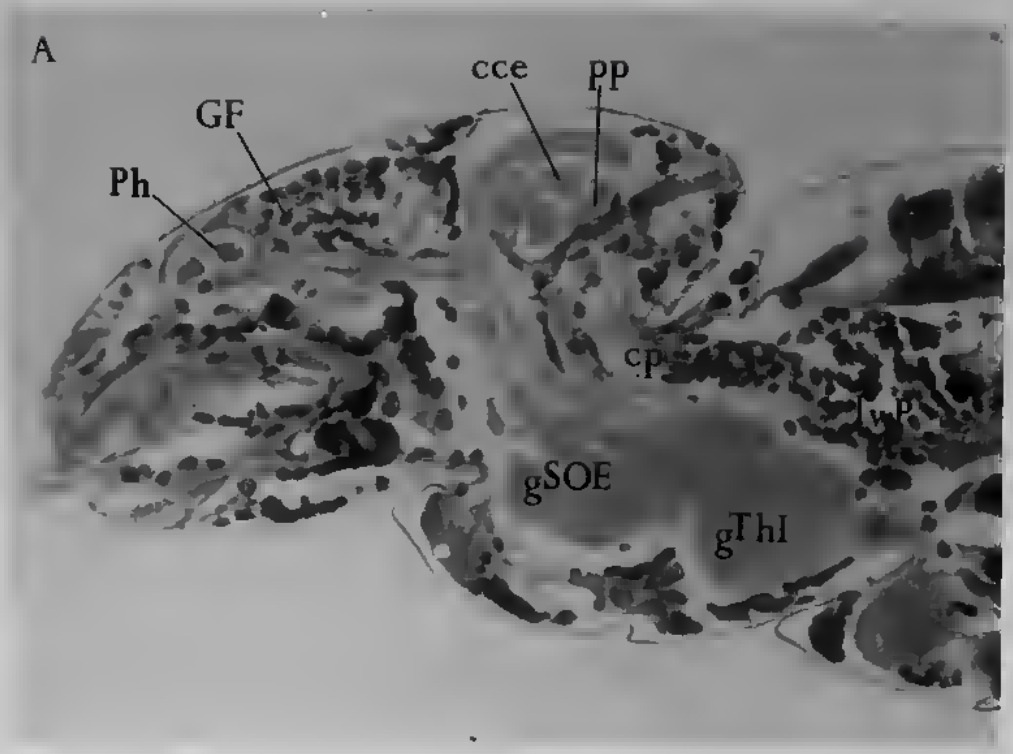

Planche A. — Coupe parasagittale de la tête d'*Eosentomon*, montrant le cerveau avec le corps central (cce), le pont protocérébral (pp), et les corpora pedunculata (cp) logés dans les lobes ventraux protocéphaliques (lvP). La masse sous-œsophagienne est divisée en deux masses neuropilaires : le ganglion sous-œsophagien (gSOE, et le ganglion prothoracique (gThI). Trichromique de Goldner; épaisseur de la coupe : 4 μ (X 1000).

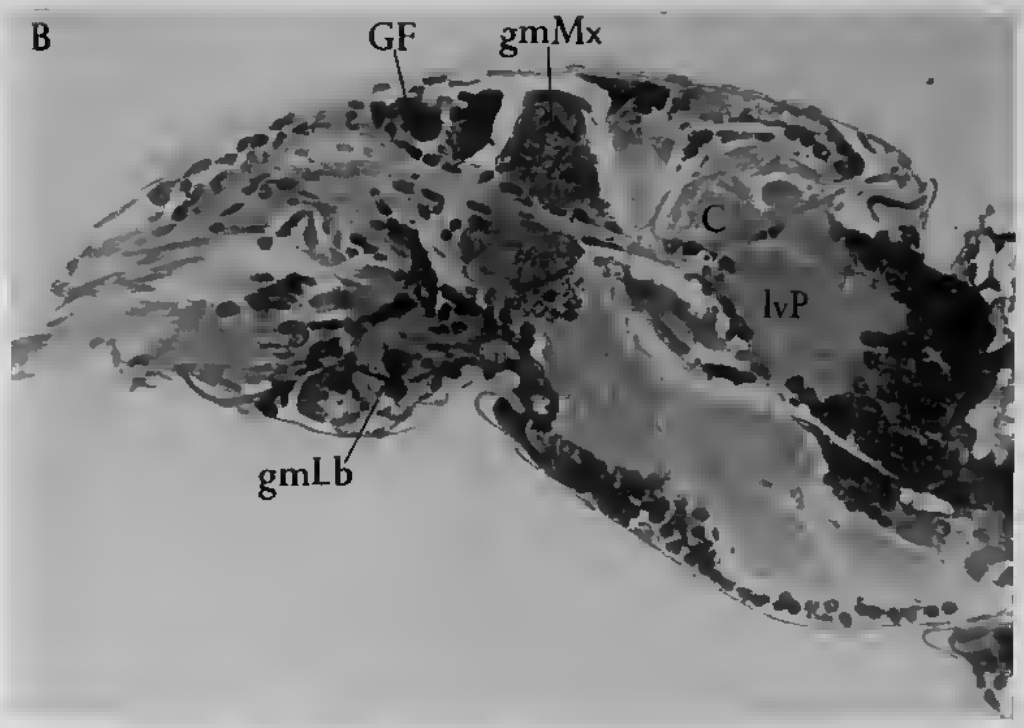

Planche B. — Coupe parasagittale de la tête d'*Acerentomon*, montrant les glandes médianes maxillaires (gmMx) et labiales (gmLb), ainsi que la position du ganglion frontal (GF) par rapport au pharynx. Trichromique de Goldner; épaisseur de la coupe : 4 μ (X 1000).

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

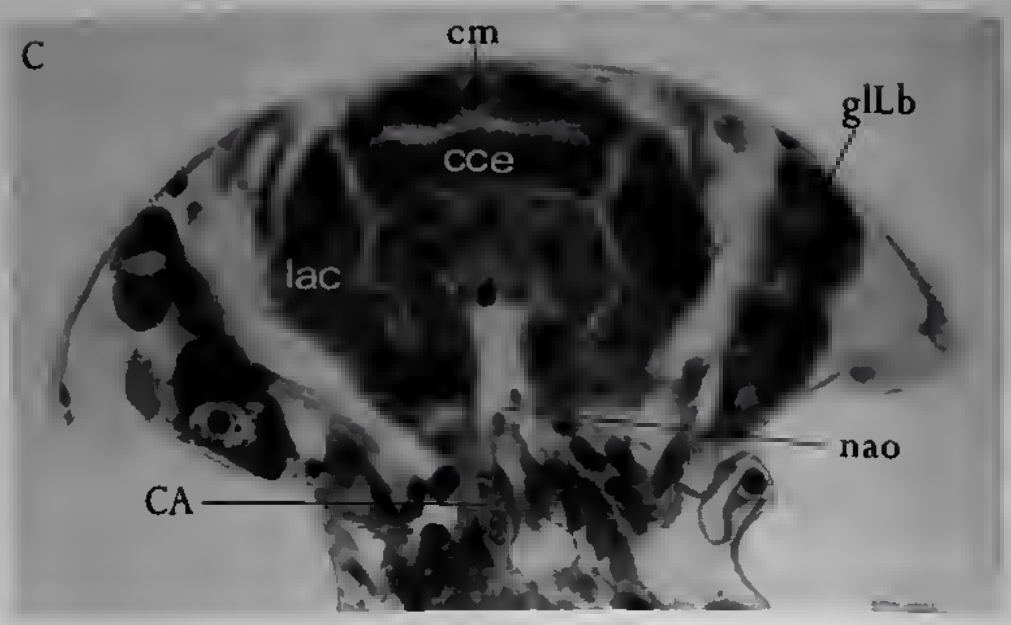

Planche C. — Coupe transversale du cerveau d'*Eosentomon*, en arrière du plexus céphalique impair, et montrant le corps central (cce), surmonté du corps médial (cm), et encadré par les lobes accessoires (lac). De chaque côté de l'œsophage se placent les corps allates (CA), surmontés des nerfs aortiques (nao). Trichromique de Goldner; épaisseur de la coupe : 3 μ (X 1600).

Planche D. — Capsule céphalique d'*Acerentomon*, avec ses plis oraux (PO) enveloppant les pièces gnathales. Vue frontale; Stereoscan (X 1050).

BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris

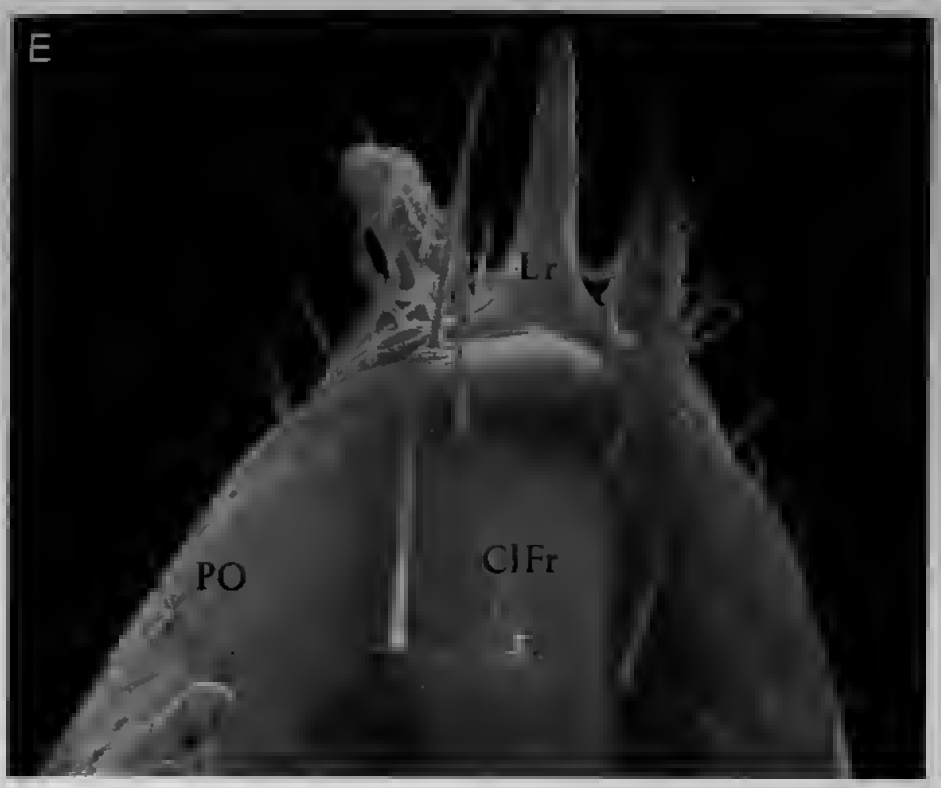

Planche E. — Région antérieure de la tête d'*Acerentomon*, montrant le labre (Lr) rostriforme, suivi des sutures clypéo-labrale, clypéale, et du clypéo-frons (ClFr). Vue dorsale; Stereoscan (X 1750).

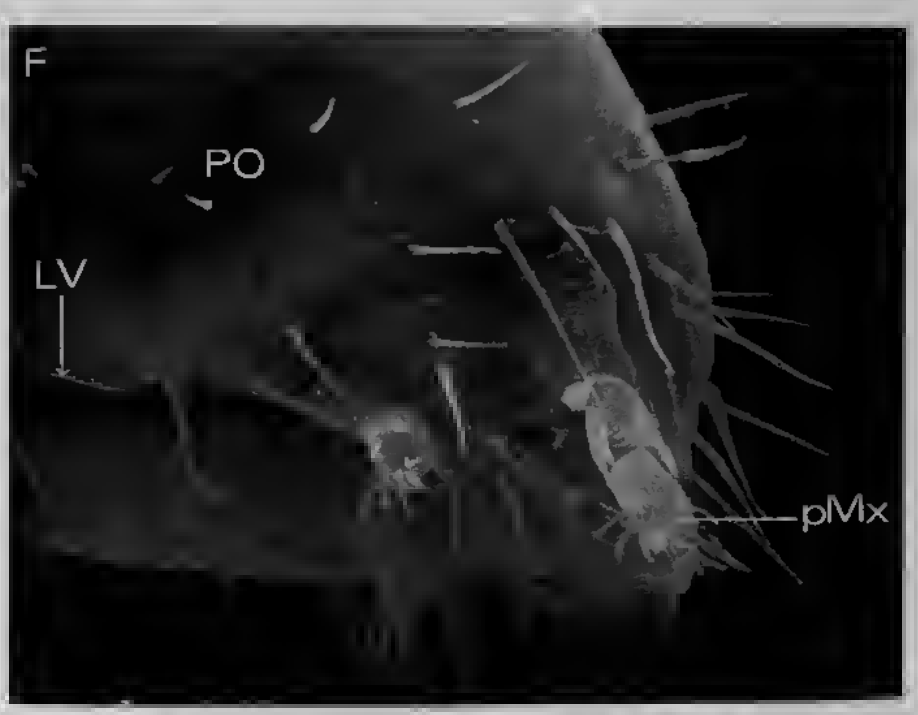

Planche F. — Région antérieure de la tête d'*Eosentomon*, montrant le début de la linea ventralis (LV), les plis oraux (PO) enveloppant le palpe maxillaire, et les arcs coxaux labiaux entourant le palpe labial. Vue latéro-ventrale; Stereoscan (X 1900).

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Planche G. — Pseudoculus d'*Eosentomon*. Vue latérale; Stereoscan (X 7900).

Planche H. — Pseudoculus d'*Acerentomon*. Vue dorsale; Stereoscan (X 16000).

BIBL. DU MUSEUM

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris